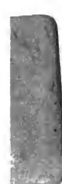
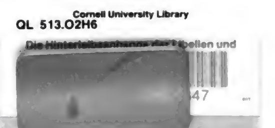
Die







Separat-Abdruck aus dem XIX. Bande

der

ANNALEN

des

k. k. Naturhistorischen Hofmuseums.

WIEN, 1904.

Alfred Hölder,

k. u. k. Hof- und Universitäts-Buchhändler.

I., Rotenturmstraße 13.

Die Hinterleibsanhänge der Libellen und ihrer Larven.

Von

Dr. Richard Heymons.

(Aus dem Zoologischen Institut in Berlin).

Mit 1 Tafel (Nr. I) und 11 Abbildungen im Texte.

Zahlreiche Meinungsverschiedenheiten, die in der morphologischen Deutung des Abdomens und namentlich der hinteren Abdominalsegmente bei den Libellen *(Odonata)* bestanden, haben mich vor einer Reihe von Jahren veranlaßt, entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen vorzunehmen, um die betreffenden Fragen zu lösen.

Schon früher war es mir mit Hülfe der embryologischen Untersuchungsmethode gelungen, die primäre Segmentierung des Insektenabdomens festzustellen und den Nachweis zu führen, daß das Abdomen der Insekten ursprünglich von 12 Segmenten mit Einschluß des Telsons gebildet wird. Diesen Befund fand ich bei weiteren Untersuchungen auch für die Odonaten bestätigt, bei denen die Zusammensetzung des Hinterleibes aus 12 Segmenten bei der Larve und sogar noch bei der Imago nachweisbar ist und bei denen sich hiermit Verhältnisse zum Teil zeitlebens erhalten, die bei der überwiegenden Mehrzahl anderer Insekten nur vorübergehend und oft nur andeutungsweise während einer kurzen Periode des Embryonallebens existieren.

Es ist für mich eine Genugtuung, daß das von mir aufgestellte Grundprinzip der Körpergliederung bei den Odonaten von einem so erfahrenen Entomologen wie Handlirsch[1]) anerkannt wird, denn obwohl nicht unwesentliche, unten noch ausführlicher zu erörternde Differenzen zwischen Handlirsch und mir bestehen, so nimmt doch ersterer ebenfalls das Vorhandensein von 12 Hinterleibssegmenten bei den genannten Insekten an.

Meine damaligen Beobachtungen an Odonaten hatte ich unter dem Titel «Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden» veröffentlicht[2]) und diese Bezeichnung mit Absicht gewählt, weil ich in der betreffenden Arbeit, wie auch in der Einleitung ausdrücklich von mir hervorgehoben wurde, vorerst nur einmal in großen Zügen ein Bild von dem Bau und der Körperbildung bei den Insecta amphibiotica auf vergleichend morphologischer Grundlage geben wollte. Hierbei war es naturgemäß, daß ich nicht immer eine bis in alle Einzelheiten gehende Beschreibung meiner sämtlichen Beobachtungen veröffentlichte, deren ausführliche Schilderung

---

[1]) A. Handlirsch, Zur Morphologie des Hinterleibes der Odonaten. In: Annalen des k. k. naturhist. Hofm. Wien, Bd. XVIII, 1903.

[2]) Anh. Abhandl. Preuß. Akad. Wiss. Berlin, 1896.

und Erörterung die Darstellung vielfach unnötig kompliziert haben würde, sondern daß ich nur meine wichtigsten und für die richtige Auffassung der morphologischen Bestandteile entscheidendsten Beobachtungen mitgeteilt habe. Trotz der Kürze der Darstellung beruhen aber meine damaligen Mitteilungen, wie ich wohl kaum ausdrücklich zu betonen brauche, auf eingehenden Untersuchungen, für deren Zuverlässigkeit ich unbedingt einstehen kann.

Vermutlich würde ich daher einige neuerdings gegen meine Befunde erhobenen Einwände unberücksichtigt lassen, wenn nicht ihr Verfasser Handlirsch, der überdies bei seinen Untersuchungen die reichen Schätze des Wiener Hofmuseums verwenden konnte, sich bereits durch sehr wertvolle und sorgfältige Untersuchungen auf entomologischem Gebiete ausgezeichnet hätte und nicht derselbe diesesmal zu so gänzlich andersartigen und den meinigen fast immer diametral entgegengesetzten Resultaten gekommen wäre.

So halte ich es für richtig, in diesem Falle zu den Handlirschschen Ergebnissen Stellung zu nehmen. Ich benutze hauptsächlich das mir reichlich von früher her noch zur Verfügung stehende Beobachtungsmaterial, das ich teils selbst sammelte, teils durch eigene Züchtungen gewann. Außerdem sind mir jetzt noch einige ausgewachsene männliche Larven und männliche Imagines von *Epitheca bimaculata* von Herrn Prof. Weltner für meine Untersuchungen freundlichst zur Verfügung gestellt worden, und durch die Güte von Herrn Grünberg konnte ich auch einige Beobachtungen an nordamerikanischen, dem Museum für Naturkunde in Berlin gehörenden und von J. Needham gezüchteten Odonatenlarven vornehmen.

Unter diesen Umständen ist es mir möglich, in verschiedener Hinsicht Neues zu bringen. Es werden also die in meiner früheren Arbeit in allen Hauptpunkten schon mitgeteilten Ergebnisse nicht nur bestätigt, sondern in mancher Beziehung noch ergänzt und erweitert. Zugleich ergibt sich hiermit zur Genüge die Irrtümlichkeit der meinen Befunden entgegenstehenden morphologischen Erklärungen.

I. Die Morphologie des Hinterendes bei den Zygoptera.

A. *Die Larvenperiode.*

1. Beschreibung der jüngsten Larvenstadien.

Die Zygopteren mögen hier an erster Stelle berücksichtigt werden, weil sie unter den Odonaten die einfachsten Organisationsverhältnisse bewahrt haben. Die jungen Zygopteren schlüpfen in einem Stadium aus den Eiern aus, in dem ihre Körpergliederung sehr thysanurenähnlich ist. Gerade wie dies für eine junge *Lepisma* oder *Machilis* zutrifft, so unterscheidet man auch bei den neugeborenen Larven von *Calopteryx* und *Agrion* 10 Abdominalsegmente, von denen ein jedes eine deutliche Bauchplatte (Sternit) und eine deutliche Rückenplatte (Tergit) erkennen läßt. Gerade wie bei den Thysanuren dem hinteren Körperende drei drehrunde Schwanzfäden als Bestandteile des 11. Adominalsegmentes aufsitzen, so gilt genau das gleiche auch für die jüngsten Stadien der Zygopteren (Fig. 1). Auch bei ihnen zeigen sich hinten drei lange fadenförmige Anhänge (Appendices), die der Lage nach als zwei Appendices laterales und eine median gelegene Appendix dorsalis unterschieden werden können. Wie der Vergleich mit den Thysanuren und wie außerdem die embryonale Entwicklungsgeschichte lehrt,

sind die beiden Appendices laterales als Cerci, die Appendix dorsalis als stark verlängertes 11. Tergit zu deuten. Hinter den genannten Appendices, den Bestandteilen des 11. Segmentes, folgen endlich bei den Zygopterenlarven noch drei, in Fig. 1 nicht sichtbare, Laminae anales in der unmittelbaren Umgebung des Afters, in denen wie bei den Thysanuren und anderen Insekten die typischen Elementarbestandteile des Telsons (12. Segments) zu erblicken sind.

Als Untersuchungsobjekte dienten mir die jungen Larvenstadien der in der Umgebung Berlins häufigen *Calopteryx splendens* Harr. Es standen mir diese Stadien unmittelbar vom Ausschlüpfen aus dem Ei an zur Verfügung, so daß hiermit der Anschluß an die von mir seinerzeit ebenfalls bei den Libellen studierten Embryonalstadien erzielt ist. An der Richtigkeit der Deutung, die übrigens auch von Handlirsch anerkannt wird, kann kein Zweifel sein.

Ich mache noch auf folgende Details aufmerksam (Fig. 2):

1. Die drei Laminae anales sind plattenförmig mit abgerundetem freien Rande. Man unterscheidet zwei Laminae subanales (adanales), die parallel zur Sagittalebene rechts und links neben der Afteröffnung stehen, und eine etwas schwerer erkennbare unpaare Lamina supraanalis, welche rechtwinklig zu den ersteren in der Frontalebene ausgebreitet ist und bei Betrachtung von der Dorsalseite von dem Grunde der Appendix dorsalis bedeckt wird.

2. Von Interesse erscheint es, daß die Cerci nebst der Appendix dorsalis bei den jüngeren Zygopterenlarven drehrund und fadenförmig sind (Fig. 1) im Gegensatz zu ihrer späteren blattförmigen Gestalt. In der fadenförmigen Gestalt spricht sich noch eine große Ähnlichkeit und Annäherung an die drei bekannten Schwanzfäden bei den Ephemeridenlarven und an die drei Schwanzfäden bei den Thysanuren aus. Die in Rede stehenden drei Schwanzfäden (Appendices) der jungen Zygopterenlarven sind ungegliedert, mit ziemlich regelmäßig verteilten starken Borsten besetzt, sie enthalten im Innern bereits einen großen Tracheenstamm. Der Gasaustausch wird während dieser Periode aber zweifellos nicht allein durch die Appendices, sondern in ausreichender Weise durch die gesamte Körperoberfläche vermittelt, die erst mit noch äußerst zartem Chitin bedeckt ist.

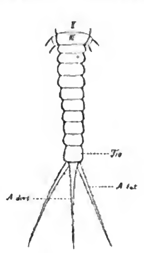


Fig. 1.
Abdomen einer jungen *Calopteryx*-Larve von der Dorsalseite. *II*, *III* = Mesothorax, Metathorax. *A. dors.* = Appendix dorsalis (= 11. Abdominaltergit). *A. lat.* = Appendix lateralis (= Cercus). *T. 10* = 10. Abdominalsegment.

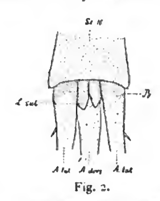


Fig. 2.
Hinterende einer jungen Larve von *Calopteryx* (ca. 1 Stunde alt) von der Ventralseite. Die drei Tracheenkiemen (Appendices) sind an dieser wie an den folgenden Figuren nur in ihren basalen Teilen dargestellt. *A. dors.* = Appendix dorsalis. *A. lat.* = Appendix lateralis. *B.* = verdickter Basalteil der Appendices. *L. sub.* = Lamina subanalis. *St. 10* = 10. Abdominalsternit.

3. Ich weise ferner auf die verschiedenartige Struktur der Basalteile der Cerci und der Appendix dorsalis hin. An ihrem vorderen Ende sind die genannten Anhänge, wie Fig. 2 erkennen läßt, kolbig verdickt *(B.)* und diese Verdickung wird durch die Hypodermis bedingt, deren Zellen dort viel dichter aneinander gedrängt und weit höher sind als in dem hinteren (distalen) Teile der Appendices. Mitosen der Hypodermiskerne habe ich bei eine Stunde alten Larven von *Calopteryx splendens* in dem verdickten Basalteile häufig gesehen, sie kommen auch noch in der ganzen vorderen

Hälfte der Schwanzfäden vereinzelt vor, ich vermißte sie aber in dem hinteren Abschnitte der letzteren.

4. Die verdickten Basalteile der drei Appendices sind deswegen von morphologischem Interesse, weil durch sie in den betreffenden Stadien die eigentlichen Segmentplatten des 11. Segments angedeutet werden. Es entspricht nämlich der verdickte Basalteil der Appendix dorsalis dem 11. Tergit, die verdickten Basalteile der Cerci den lateralen Hälften des 11. Sternits. Die mediane Partie des 11. Sternits ist wie bei sämtlichen Odonaten schon während der Embryonalzeit Hand in Hand mit der Konzentration der Ganglienkette zugrunde gegangen.

2. Die Appendices und Laminae anales während der Larvenperiode.

Bei einer Agrioninenlarve von 2 *mm* Körperlänge[1]) ist an jeder der drei Appendices ein kolbig verdicktes basales Stück zu unterscheiden, das hinten noch ohne scharfe Grenze in einen langen dünnen Schaft, die spätere Tracheenkieme übergeht. Namentlich das Basalstück der Appendix dorsalis weist noch eine deutliche Verdickung der Hypodermis auf. Die langen dünnen Schaftteile oder eigentlichen Appendices sind auch in diesem Stadium noch drehrund. Bei dem weiteren Wachstum der Larven, die mir in den verschiedensten Größen von 2—3 *mm* an bis zu den ausgewachsenen Stadien zur Verfügung stehen, bildet sich schließlich dasjenige Verhalten aus, welches als typisch für die Zygopterenlarven im allgemeinen anzusehen ist.

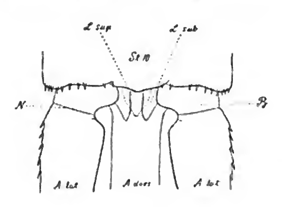


Fig. 3.

Hinterende einer *Agrion*-Larve von der Ventralseite. Das Tracheensystem ist bei dieser wie bei den folgenden Figuren im Interesse der Übersichtlichkeit nicht dargestellt worden. *A. dors.* = Appendix dorsalis. *A. lat.* = Appendix lateralis. *B.* = Basalstück der Appendix (= 11. Abdominalsternit). *L. sub.* = Lamina subanalis. *L. sup.* = Lamina supraanalis. *N.* = Chitinnaht. *St. 10* = 10. Abdominalsternit.

Die drei Appendices büßen im weiteren Entwicklungsverlauf ihre fadenförmige Gestalt ein und werden zu schmalen blatt- oder lanzettförmigen Anhängen, deren vergrößerte Oberfläche den Gasaustausch wesentlich begünstigt. Da auch die in ihrem Innern verlaufenden Tracheenstämme zahlreiche sich verästelnde Seitenzweige abgeben, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die drei Appendices in physiologischer Hinsicht in erster Linie Atmungsorgane geworden sind, es sind eben die bekannten «äußeren Tracheenkiemen» oder «Schwanzkiemen» der Zygopterenlarven. Freilich dient außer den Kiemenanhängen auch noch wie früher die gesamte Körperoberfläche zur Atmung und ein Verlust der Appendices führt keineswegs den Tod des Tieres herbei.

Mit der Umwandlung der fadenförmigen Appendices zu blattförmigen Kiemen hat sich auch eine geringfügige Umgestaltung ihrer basalen Enden geltend gemacht, welche sich abgegliedert und damit den eigentlichen Kiemen gegenüber eine gewisse Selbständigkeit erlangt haben. Zum Verständnis verweise ich auf Fig. 3.

Die Basalstücke der lateralen Kiemen (Cerci oder Appendices laterales) schließen sich unmittelbar an das 10. Sternit an und geben sich jetzt deutlich als laterale Hälften

[1]) Die Körpermaße für die Zygopterenlarven beziehen sich auf den Rumpf (Kopf + Thorax + Abdomen) mit Ausschluß der Kiemenanhänge (Appendices).

eines 11. Sternits *(B.)* zu erkennen. Sie zeichnen sich durch relative Breite aus und berühren median die ventralen Enden der Laminae subanales. Die Verbindung zwischen den Cerci und den 11. Sternithälften wird durch eine schmale, mit hohem Hypodermisepithel versehene Partie vermittelt, die bei makroskopischer Betrachtung den verdünnten Stiel der lateralen Kiemen bildet. Ungefähr in seiner Mitte besitzt diese Partie eine Chitinnaht *(N.)* als Grenze zwischen Tracheenkieme und Sternit. Erfolgt bei gewaltsamen Eingriffen ein Verlust einer Kieme, so pflegt letztere an der Chitinleiste abzubrechen. Ein Ersatz durch Regeneration findet später statt und geht jedenfalls von dem verdickten Hypodermisgewebe in dem am Körper zurückbleibenden Basalteile aus.

Sehr ähnliche Verhältnisse trifft man bei der unpaaren dorsalen Schwanzkieme an. Auch hier ist ein kurzes Basalstück als 11. Tergit abgegliedert. Letzteres setzt sich gleichfalls durch eine Nahtlinie gegen den distalen Kiemenfortsatz (Appendix dorsalis) ab. Die Basalteile aller drei Kiemen (Appendices) sind mit Muskelinsertionen ausgestattet, so daß sowohl die lateralen Cerci wie die mediane Appendix dorsalis ein wenig bewegt werden können.

Ich brauche wohl kaum hervorzuheben, daß man bei Untersuchung einer größeren Zahl von Zygopterenlarven Formverschiedenheiten an den beschriebenen Teilen wahrnehmen kann. Nicht immer sind die als Sternite und Tergit aufzufassenden Basalteile der Appendices so deutlich ausgeprägt, wie Fig. 3 zeigt. Nicht immer ist eine besondere schmälere Partie wahrzunehmen, welche den respiratorischen Kiementeil von seinem Basalteil trennt. Meine Untersuchungen beziehen sich hauptsächlich auf Larven von Agrioninen verschiedenen Alters, die in der Umgebung Berlins in verschiedenen Gräben und Wasserläufen gefunden worden sind. Es ist selbstverständlich, daß es sich hierbei um Larven verschiedener Arten gehandelt hat, deren genauere Bestimmung indessen zur Zeit nicht möglich ist, weil die spezifischen Larvencharaktere noch unbekannt sind. Ich übergehe daher eine detaillierte Auseinandersetzung der von mir beobachteten geringfügigen Verschiedenheiten, die zum Teil auch auf Altersunterschieden beruhen.

Während die drei Appendices bei dem Wachstum der Larve mit der Steigerung ihrer respiratorischen Tätigkeit eine immer vollkommenere Ausbildung in morphologischer und histologischer Hinsicht gewinnen, so unterliegen die drei Laminae anales eher umgekehrt einer regressiven Umgestaltung. Das Wachstum in longitudinaler Richtung ist jedenfalls sehr unbedeutend, statt dessen flachen sie sich stärker und stärker ab und befinden sich dann als unscheinbare, nur wenig über das Körperniveau hinausragende schwach chitinisierte Hautplatten in der Umgebung des Afters. Ihre charakteristische Lagerung behalten sie bei, so daß die beiden Laminae subanales lateral, die Lamina supraanalis dorsal vom Anus liegen.

Die Rückbildung der Laminae anales erkläre ich mir durch die geschützte Lage derselben zwischen den großen Tracheenkiemen. Eine starke Chitinisierung ist daher überflüssig geworden. Als charakteristisch teile ich mit, daß bei den ganz jungen Larven, denen noch relativ kräftige Laminae anales zukommen, ich diese letzteren öfters mit Vorticelliden besetzt fand. Bei älteren Larven fand ich Infusorien öfters den Schwanzkiemen oder anderen Körperteilen ansitzend, aber nicht mehr an den Laminae, die dann wegen ihrer Kleinheit und versteckten Lage für die Ansiedelung solcher Epizoen kaum noch in Betracht kommen können.

3. Die Cercoide (Processus cercoides) bei den *Zygopterenlarven*.

Während der Larvenperiode erscheinen noch zwei weitere bisher nicht erwähnte Hinterleibsfortsätze, so daß hiermit die Gesamtzahl der Fortsatzbildungen am hinteren

Körperende sich auf acht erhöht, sofern man die kleinen und verkümmernden drei Laminae anales eben noch als Fortsätze bezeichnen will.

Die neu entstehenden beiden Fortsätze wurden von anderen Autoren bisher ebenfalls als «Appendices» (appendages in englischen Arbeiten) bezeichnet und somit von den bereits besprochenen dem 11. Abdominalsegment angehörigen Appendices weder terminologisch noch morphologisch unterschieden.

Schon in meiner früheren Arbeit habe ich indessen gezeigt, daß diese beiden neuen Fortsätze Gebilde von erheblich andersartiger Beschaffenheit und anderer Bedeutung sind, und habe für sie daher den Namen «Processus caudales» vorgeschlagen. Statt der letzteren etwas umständlichen Bezeichnung will ich jetzt den meiner Meinung nach wohl treffenderen Namen Processus cercoides oder kurz Cercoide einführen. Jedenfalls ist eine bestimmte Benennung notwendig, weil es wesentlich ist, die Cercoide (= Processus cercoides oder caudales) von den bisher betrachteten sechs Hinterleibsanhängen, den Appendices und Laminae anales, unterscheiden zu können und damit Verwechslungen zwischen diesen verschiedenartigen Anhangsgebilden, die tatsächlich bis in die neueste Zeit hinein vorgekommen sind, vorzubeugen.

Charakteristisch für die Zygopterenlarven im allgemeinen ist, daß die Cercoidanhänge erst verhältnismäßig spät im Laufe der Ontogonie, beziehungsweise der Metembryonalentwicklung zur Anlage gelangen. In dieser Beziehung unterscheiden sie sich bereits von den drei Appendices und von den drei Laminae anales, denn diese sechs Fortsätze werden ontogenetisch schon sehr frühzeitig, stets schon während des Embryonallebens gebildet und in ihnen hat man, wie bereits angedeutet wurde, phylogenetisch ziemlich alte Körperbestandteile zu erblicken, die in ganz ähnlicher Form auch bei anderen niederen Insektenformen vorhanden sind.

Anders liegt es bei den Cercoidfortsätzen. Bei Larven von *Calopteryx splendens*, die erst eine oder wenige Stunden alt waren, gelang es mir überhaupt noch nicht, sichere Andeutungen der Cercoide zu finden. Der Hinterrand des 4. Tergits erscheint zwar verdickt, doch noch in keiner anderen Weise irgendwie modifiziert. Der optische Eindruck einer Verdickung, die nur an gefärbten, aufgehellten und gut durchleuchteten Präparaten sichtbar ist, wird dadurch bedingt, daß an der erwähnten Stelle die Hypodermiszellen etwas höher sind und ihre ovalen Kerne dichter nebeneinander stehen als an den Hinterrändern der vorhergehenden abdominalen Tergite. Da aber das Chitin sich nicht an der Verdickung beteiligt und ferner die vergrößerten Hypodermiszellen ohne Grenze in die benachbarte nur wenig flachere Hypodermisschicht übergehen, so ist das beschriebene Verhalten sehr wenig deutlich erst ausgeprägt.

Bei einer Agrioninenlarve von 2·5 *mm* Körperlänge sind hypodermale Verdickungen, die etwas unter dem vorstehenden Hinterrande des 10. Tergits gelegen sind, schon deutlicher sichtbar. Sie befinden sich unmittelbar rechts und links neben der Appendix dorsalis und können daher nur bei der Dorsalansicht aufgefunden werden. Da die betreffende Larve gerade vor einer Häutung sich befand und das Chitin schon etwas abgehoben und gefaltet war, ließ sich über die Beteiligung der Chitinschicht an den Verdickungen noch nichts Sicheres ermitteln, ich halte es aber für sehr wahrscheinlich, daß das Chitin auch in diesem Stadium noch keine Veränderung an der fraglichen Stelle aufweist.

Bei einer Agrioninenlarve von 5 *mm* Körperlänge, die nicht lange nach einer Häutung fixiert wurde, sind die Hypodermisverdickungen zu zwei kleinen Zäpfchen geworden, an deren Bildung nunmehr unzweifelhaft auch das Chitin beteiligt ist, das sich an der betreffenden Stelle nach hinten etwas vorgestülpt hat. Diese winzigen kleinen

Zäpfchen, die bei derartigen jungen Tieren sehr leicht übersehen werden können, sind die Anlagen der Cercoide. Man trifft sie dorsal von den beiden Appendices laterales (den seitlichen Kiemen) an, sie liegen dort rechts und links unmittelbar neben der Appendix dorsalis (der mittleren Kieme). Der Hinterrand des 10. Tergits ist in diesem Stadium bereits mit einigen Chitindornen besetzt. Die Cercoide, welche unterhalb (ventral) von der Dornenreihe hervorgesproßt sind und also genau genommen etwas hinter dem 10. Tergit liegen, erreichen in diesem Stadium ungefähr die Länge der Dornen.

Die hier geschilderten Beobachtungen an sehr jungen Zygopteren setzen bereits eine gewisse Vertrautheit mit den Untersuchungsobjekten voraus. Bei den Jugendstadien der Anisopterenlarven ist die im Prinzip ganz übereinstimmende Entstehung der Cercoidanhänge leichter zu verfolgen.

Da nach den mitgeteilten Befunden die Cercoide genau genommen unmittelbar unter dem (hinter dem) etwas vorstehenden Hinterrande des 10. Tergits hervorsprossen und da sie demnach scheinbar intersegmental gelegen sind, so griff ich zur Schnittmethode, um die Frage der Segmentzugehörigkeit sicher entscheiden zu können. Abgesehen davon, daß die an Totopräparaten gewonnenen Erfahrungen über die Herkunft der Cercoide aus Hypodermisverdickungen durch das Studium lückenloser Serien bestätigt werden konnten, ergab sich auch die Zugehörigkeit der Cercoide zum 10. Abdominalsegmente.

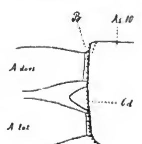


Fig. 4. Hinterende einer *Agrion*-Larve von ca. 6 *mm* Körperlänge von der rechten Seite. *A. dors.* = Appendix dorsalis. *A. lat.* = Appendix lateralis. *As. 10* = 10. Abdominalsegment. *B.* = Basalstück der Appendix, größtenteils unter dem Hinterrande des 10. Abdominalsegmentes zurückgezogen. *Cd.* = Cercoide, ebenfalls etwas zurückgezogen.

Ich verweise hier auf ein schon etwas älteres Stadium, bei welchem die Cercoidanhänge schon deutliche kleine kegelförmige Zapfen geworden sind. Die betreffende in eine Serie von Sagittalschnitten zerlegte *Agrion*-Larve besaß eine Körperlänge von 14 *mm*, ihre respiratorischen Appendices waren schon lanzettförmig geworden.

Der in Taf. I, Fig. 8 dargestellte Schnitt ist paramedian geführt. Die Appendix dorsalis ist nicht mehr getroffen. Von dem Cercus der betreffenden Körperhälfte *(Ap. lat.)* ist der verdickte Basalteil zu sehen, während der dünnere Stiel entsprechend seiner geringeren Breite nicht getroffen wurde. Dorsal von der Insertionsstelle des Cercus erhebt sich der Cercoidanhang *(Cd.)*. Er ist mit starkem Chitin bedeckt. Sein Hohlraum ist mit Blut gefüllt und kommuniziert mit der Leibeshöhle des 10. Abdominalsegments. Ein kleines Tracheenstämmchen, schwärzlich pigmentiert, geht von dem genannten Segment aus in ihn hinein. Man beachte besonders, wie das hohe Hypodermisepithel des Cercoidfortsatzes kontinuierlich in die Hypodermisschicht des 10. Segments übergeht. Die Zugehörigkeit der beiden Cercoide zum 10. Abdominalsegment kann hiernach meiner Meinung nach gar nicht zweifelhaft sein, sie geht überdies aus dem ganzen Entwicklungsverlauf hervor.

Ist man erst über die Entstehung der Cercoide klar geworden, so bietet ihre weitere Ausbildung während der Larvenperiode wenig Bemerkenswertes dar. Die Lage der Cercoide bleibt stets die gleiche. Bei Larven jeden Alters und Geschlechtes liegen sie neben der Appendix dorsalis, unmittelbar dorsal von den Cercis, wie auch an Fig. 4 zu sehen ist. Mit zunehmender Größe gewinnen die Cercoide eine größere Selbständigkeit, die besonders darin besteht, daß sie eine gelenkige Verbindung mit dem Hinterrande des 10. Segments bekommen. Indem sie durch eine weichere Haut von diesem Segmente sich vollständig abschnüren und indem paarige Muskeln, die am Vorder-

rande des 10. Abdominalsegments entspringen, an die Basis der Cercoide sich ansetzen, wird eine geringe Beweglichkeit der letzteren erzielt.

Einer dieser Muskeln (lateraler Dorsalmuskel) entspringt am lateralen vorderen Rande des 10. Tergits und heftet sich mit einer relativ langen Sehne lateral von der Basis der Cercoide an die Haut an. Von entscheidender Wichtigkeit für die Beurteilung der Segmentzugehörigkeit der Cercoide ist aber der Verlauf der medianen (paramedianen) Dorsalmuskeln (Taf. I, Fig. 8 *Mus.*). Diese paarigen, segmental angeordneten Muskeln entspringen am Vorderrand eines jeden Abdominalsegments und inserieren hinten an der Intersegmentalhaut zwischen diesem und dem nächstfolgenden Segment. Die Insertionsstelle gibt also genau die morphologische Grenze zwischen den beiden aufeinanderfolgenden Segmenten an. Man kann nun konstatieren, daß die medianen Dorsalmuskeln des 10. Abdominalsegmentes sich hinten nicht etwa am Vorderrand der Cercoide anheften, sondern daß sie unter ihnen entlang ziehen, um sich erst hinter ihnen (vgl. Taf. I, Fig. 8), und zwar etwas medial an die Hypodermis anzusetzen. Hieraus geht unzweifelhaft hervor, daß die Segmentgrenze hinter und nicht vor den Cercoiden sich befindet und daß die letzteren somit zum 10. und nicht etwa zum 11. Abdominalsegmente gehören.[1])

Bei manchen Larven beobachtete ich Chitinhaare, die besonders der dorsalen und lateralen Seite der Cercoide aufhaften. Besondere Organe sind im Innern dieser Anhänge nicht sichtbar, so daß letztere eine bestimmte physiologische Bedeutung während der Larvenzeit schwerlich besitzen dürften. Dagegen deutet die auffallende Dicke der Hypodermis darauf hin, daß die Cercoide noch eine Rolle während der Imaginalperiode zu spielen haben.

Die Größe der Cercoidanhänge beträgt bei ausgewachsenen Larven von *Agrion* etwa 1 *mm*, sie sind daher schon mit unbewaffnetem Auge sichtbar. Etwas schwieriger gestaltet sich ihre Beobachtung bei den *Calopteryx*-Larven. Zwar erreichen sie bei diesen auch ungefähr die angegebene Größe, doch sind sie etwas nach der ventralen und medialen Seite gewendet und werden hierbei von den lateralen Appendices (Kiemen) überdeckt. Um bei der *Calopteryx*-Larve die in Rede stehenden Schwanzanhänge (Cercoide) zu erkennen, ist es daher in der Regel notwendig, die Kiemenanhänge (Appendices) ein wenig auseinanderzubiegen.

4. Historisches über die Hinterleibsanhänge der Zygopterenlarven.

Die älteren Angaben glaube ich hier umso eher übergehen zu dürfen, als sie meist rein deskriptiver Natur sind, ohne die vergleichende Morphologie genügend zu berücksichtigen. Soweit die älteren Deutungen von Interesse sind, habe ich sie auch schon in meiner früheren Odonatenarbeit erwähnt. In derselben Arbeit habe ich bereits genau die gleiche Erklärung der verschiedenen Segmentteile und ihrer Anhänge gegeben, wie ich sie jetzt in etwas ausführlicherer Weise unter Hinzufügung einer Anzahl von Einzelbeobachtungen wiederholt habe.

[1]) Bei den Thysanuren ist der Verlauf der segmentalen Dorsalmuskeln der gleiche, so daß auch bei ihnen (Machilis) die zwischen den Tergitplatten befindlichen Verbindungshäute stets zum vorderen der beiden aufeinanderfolgenden Segmente gehören. Bei Hymenopteren wurde dasselbe von Janet nachgewiesen.

Die Tatsache, daß gewisse, dem 10. Abdominalsegmente angehörende Muskeln sich an die Basis der dem 11. Abdominalsegmente zugehörenden Cerci anheften, hat mit dem oben beschriebenen Verhalten nichts zu tun. Ich beabsichtige auf die morphologische Bedeutung dieser Erscheinung an anderem Orte zurückzukommen.

Handlirsch stimmt im Prinzip mir bei. Er hat die morphologische Natur der drei Appendices richtig erkannt und auch die drei Laminae anales gefunden. Der von Handlirsch durch gesperrten Druck hervorgehobene Satz: «Die Larve von *Calopteryx* besitzt somit wie jene von *Aeschna* echte Cerci» deckt sich mit meinen Befunden, ich vermag ihm um so eher beizustimmen, als ich ganz die gleiche Auffassung bereits früher in meiner oben erwähnten Arbeit vertreten hatte.

Für nicht richtig kann ich aber die Meinung des genannten Forschers halten, daß die drei großen Anhänge der *Calopteryx*-Larve nicht homolog mit den drei großen Anhängen der *Aeschna*-Larve sein sollen. Indessen will ich auf diesen Punkt erst nach Besprechung der Anisopterenlarven eingehen.

Ferner sind die beiden Cercoidfortsätze der Zygopterenlarven von Handlirsch nicht in ihrer Bedeutung als wichtige Hinterleibsanhänge erkannt worden. Der einzige Satz, der auf sie Bezug hat, lautet: «In den Winkeln zwischen diesen drei Fortsätzen (Cerci und Appendix dorsalis), die sich eng aneinanderschmiegen können, befinden sich zwei weiche zarthäutige Zäpfchen, die offenbar nur die Funktion haben, einen dichteren Anschluß der Cerci an den Appendix dorsalis zu ermöglichen, morphologisch aber jedenfalls keine weitere Bedeutung beanspruchen können.» Für erwachsene *Calopteryx*-Larven sind von Handlirsch diese Zäpfchen auch an Textfiguren abgebildet worden.

Hinsichtlich dieser Darstellung ist zu bemerken, daß meine Beobachtungen, die an Larven aller Altersstufen von Agrioninen gemacht sind und sich außerdem auf einige ältere Larvenstadien von *Calopteryx* beziehen, in drei Punkten abweichen.

1. Die Cercoide (Zäpfchen) sind nicht weich und zarthäutig, sondern ganz kräftig chitinisiert, gelblich gefärbt und selbst bei einigen Larvenarten von *Agrion* mit Haaren besetzt. Diese Angaben haben, wie erwähnt, auch für *Calopteryx* Gültigkeit, denn auch bei Untersuchung von Larven der nordamerikanischen *Calopteryx maculata* (aus Saranac Tenn. N. Y.), deren Körperlänge 22—23 *mm* betrug, bemerkte ich zwei kräftige Cercoidfortsätze, die eine starre, deutlich gefärbte, in diesem Falle aber nackte oder nur spärlich behaarte Chitinbedeckung aufwiesen. Beim Auseinanderbiegen der Cerci (lateralen Kiemen) können sich bei *Calopteryx* die zapfenförmigen Cercoide der Aufmerksamkeit nicht entziehen.

2. Die Cercoide besitzen nicht die Funktion, einen noch dichteren Anschluß der ohnehin eng aneinandergeschmiegten Appendices herbeizuführen. Falls ein solcher festerer Zusammenschluß erforderlich werden sollte, so kann er durch Kontraktion der sich an die Intersegmentalhaut am Grunde der drei Appendices anheftenden Muskeln jederzeit herbeigeführt werden. Die Lage der Cercoide spricht dafür, daß sie bei derartigen Vorgängen unbeteiligt bleiben müssen.

3. Die Cercoide besitzen eine morphologische Bedeutung, wie sich aus ihrer histologischen Struktur erraten läßt und durch den weiteren Entwicklungsverlauf bestätigt wird.

B. Die Abdominalanhänge der Zygopteren während der Metamorphose.

Wie aus den vorstehenden Beschreibungen hervorgeht, sind im ganzen acht verschiedene Fortsätze zu unterscheiden, die bei den erwachsenen Larven sich hinten an das 10. Abdominalsegment anschließen.

Zwei von diesen Fortsätzen sind die kurzen Cercoide, die genetisch noch dem 10. Hinterleibssegmente angehören, von diesem sich aber während der larvalen Entwicklung abgegliedert haben. Drei andere Fortsätze, die Appendices, repräsentieren in

ihren Basalteilen die rudimentären Elemente des 11. Segments (paariges Sternit und unpaares Tergit) und erlangen in ihrer hinteren Verlängerung als Schwanzkiemen eine wichtige Bedeutung. Die drei übrigen Fortsätze endlich bilden als Bestandteile des Telsons die unscheinbaren Laminae anales.

Um mit Sicherheit die Morphologie der imaginalen Abdominalanhänge beurteilen zu können, um diese mit der gleichen Genauigkeit und Exaktheit wie die larvalen Anhänge deuten zu können, ist es notwendig, die Vorgänge während der Metamorphose selbst zu untersuchen. Es läßt sich dies in der Weise ausführen, daß man reife Larven auswählt, bei denen die Körperteile der fertigen Libelle schon angelegt sind, aber noch von der larvalen Haut umschlossen werden.

Bei der Untersuchung solcher Stadien ist es möglich, mit aller wünschenswerten Bestimmtheit festzustellen, welche Bezirke der larvalen Hypodermis erhalten bleiben und dementsprechend zu imaginalen Körperteilen werden, und welche Teile der larvalen Hypodermis zugrunde gehen und dementsprechend der Imago fehlen müssen. Auf diesem Wege kann man in ganz genauer Weise alle imaginalen Körperteile auf die entsprechenden larvalen zurückführen.

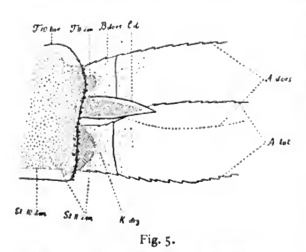


Fig. 5.

Hinterende einer *Agrion*-Larve während der Metamorphose von der linken Seite gesehen. Die larvalen Teile sind nur in den Umrissen dargestellt, die in ihnen steckenden imaginalen Teile punktiert. *A. dors.* = Appendix dorsalis. *A. lat.* = Appendix lateralis. *B. dors.* = Basalstück des Appendix dorsalis (= 11. larvales Tergit). *Cd.* = Cercoide. *K.* = degenerierende Kerne des larvalen Gewebes. *St. 10 im.* = 10. imaginales Abdominalsternit. *St. 11 im.* = 11. imaginales Abdominalsternit. *T. 10 lar.* = 10. larvales Abdominaltergit. *T. 11 im.* = 11. imaginales Abdominaltergit.

Bei der Schwierigkeit, die sich naturgemäß aus der Beschaffung geeigneten Materials ergibt, ist es mir bisher nicht möglich gewesen, die betreffenden Verhältnisse an männlichen Zygopteren zu untersuchen. Indessen dürften die Beobachtungen an Weibchen genügen, um auch für die Männchen die Morphologie der hinteren Körpersegmente hinreichend klarzustellen.

An *Agrion*-Larven, die sich der Reife nähern, läßt es sich sehr gut verfolgen, wie im Innern der Schwanzkiemen (Cerci und Appendix dorsalis) die Hypodermis allmählich zugrunde geht und atrophiert. Die Atrophie der Zellen wie ihrer Kerne beginnt am kaudalen Ende der genannten Anhänge und schreitet von dort rostrad, d. h. nach der Basis des Anhanges nach vorn fort. An mit Karmin gefärbten Präparaten sind die zugrunde gehenden Kerne zunächst noch als kleine rote Punkte erkennbar, die in der Richtung nach hinten immer kleiner und kleiner werden und schließlich verschwinden, während sie nach vorn allmählich in die typischen Hypodermiskerne übergehen (Fig. 5 *K. deg.*). Die Rückbildung der Hypodermis führt dahin, daß schließlich die drei Appendices nur noch aus blattförmigen Chitinhülsen bestehen, in deren Innerm die chitinösen Tracheenstämmchen verlaufen, deren Matrix das Schicksal der Hypodermis geteilt hat.

Abweichende Verhältnisse finden sich aber an den Basalteilen der drei Appendices vor, welche, wie schon oben erwähnt wurde, als zweiteiliges Sternit und Tergit zu deuten sind. Auf diese Teile greift der Schwund der Hypodermis nicht über, vielmehr erhält sich daselbst die Haut und bildet einen Abschluß, so daß die Körperhöhle

mit dem Hohlraum der Cerci und dem der Appendix dorsalis nicht mehr im Zusammenhange steht.

Diese Befunde lassen mit Evidenz erkennen, daß die erwachsenen Zygopterenweibchen keine Cerci und keine Appendix dorsalis mehr besitzen können, denn die lebenden Bestandteile der larvalen Cerci und der larvalen Appendix dorsalis sterben schon bei der ausgewachsenen Larve ab.

Gewissermaßen das entgegengesetzte Bild bieten die beiden Cercoidanhänge dar. Wenn es sich bei ihnen während der Larvenzeit um kleine, allem Anscheine nach überhaupt funktionslose Gebilde gehandelt hat, so zeigt sich jetzt, daß sie doch für den Organismus nicht bedeutungslos sein können. Ihre Lebenskraft kommt darin zum Ausdruck, daß ihre Hypodermiszellen schwarzes Chitin sowie zahlreiche lange Haare und kleine Chitinkegel produzieren. Eine genaue Beschreibung dieser Kutikulargebilde kann nicht Zweck dieser morphologischen Arbeit sein, daß sie aber zum Teile die Bedeutung von Sinnesorganen haben, dürfte kaum zweifelhaft sein.

Die imaginalen Cercoide kann man bei reifen Larven deutlich als schwarzbraune, mit Chitinhaaren besetzte Gebilde im Innern der larvalen Cercoide sehen.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß bei den weiblichen Zygopteren während der Metamorphose die drei äußeren Schwanzkiemen zugrunde gehen müssen und nur ihre basalen Enden als 11. Tergit und paariges 11. Sternit erhalten bleiben werden, während die beiden Cercoide in vergrößerter Form bei der Imago wieder zu erwarten sein werden.

C. Die Morphologie des Hinterendes bei den Imagines der Zygopteren.

Die Deutung der imaginalen Abdominalanhänge ergibt sich mit aller wünschenswerten Sicherheit aus ihrer im vorigen Abschnitte geschilderten Entstehungsweise. Beim Weibchen von *Calopteryx splendens* (Taf. I, Fig. 3) fallen in erster Linie zwei am Hinterende des Körpers gelegene große, schwarzbraun gefärbte Anhänge *(Cd.)* auf, die von den früheren Autoren zumeist als Cerci angesehen und bezeichnet worden sind. Sofern man die Entstehungsgeschichte dieser Anhänge nicht kennt, liegt eine solche Deutung auch umso näher, als die betreffenden Gebilde beweglich mit dem Körper verbunden sind und eine ähnliche Lagerung wie die Cerci anderer niederer Insekten haben. Indessen handelt es sich um dieselben Anhänge, die bei den erwachsenen Zygopterenlarven im Innern der beiden Cercoidfortsätze gelegen sind und bereits durch die Larvenhaut hindurchschimmern. Die sogenannten «Cerci» der Zygopterenimagines sind also in Wirklichkeit gar nicht identisch mit den larvalen Cercis dieser Tiere, sie sind Cercoide und als solche nur Anhänge des 10. und nicht wie die Cerci solche des 11. Abdominalsegments. Die wahren Cerci (laterale Kiemen) und ebenso die Appendix dorsalis (mediane Kiemen), die der Larve zukamen, sind dagegen bei der Imago verschwunden.

Die weiblichen Zygopteren besitzen demnach weder die Cerci noch eine Appendix dorsalis.

Von den larvalen Bestandteilen des 11. Segments erhalten sich nur die Basalteile der drei Appendices, die als paariges 11. Sternit und als 11. Tergit gedeutet werden müssen.

Das 11. Tergit (Taf. I, Fig. 3, *Terg. 11*) ist bei den Imagines rudimentär, es besitzt nur am Hinterrande einige wenige sehr kurze Härchen und trägt in der Medianlinie einen kleinen Knopf *(Kn_1)* als letzte Andeutung einer Appendix dorsalis. Die Sternithälften

des 11. Segments *(Stern. 11)* sind relativ groß, sie begrenzen die Afteröffnung von den lateralen Seiten her und sind mit Haaren und starken Borsten reichlich besetzt. Außerdem trägt jede Sternithälfte eine kleine buckelförmige Erhebung *(Kn.)*, in der man wohl die letzte Spur des verloren gegangenen Cercus zu erblicken hat.

Zwischen dem rudimentären 11. Tergit und dem dorsalen Afterrande befindet sich eine weiche, an meinen Präparaten in der Nähe des Afters stets in Falten gelegte Haut (Taf. I, Fig. 3, *Is. lam.*), die keine Haare trägt und sich hierdurch von den bisher beschriebenen Skeletteilen unterscheidet. Morphologisch dürfte diese Haut, über deren Bildung ich freilich keine bestimmten Angaben machen kann, der Lamina supraanalis im wesentlichen entsprechen, doch halte ich es für wahrscheinlich, daß an ihrer Herstellung auch die benachbarten Intersegmentalhäute sich beteiligt haben. Laminae subanales habe ich vermißt.

Das Abdomen der weiblichen Zygopteren zeichnet sich also durch Rückbildung des Telsons aus.

Ich glaube, daß die an Taf. I, Fig. 3 für das Weibchen von *Calopteryx splendens* dargestellten Verhältnisse bei der nahen Verwandtschaft der zu den Zygopteren gehörenden Formen auch für andere Weibchen dieser Gruppe wohl ziemlich allgemein gültig sein werden, zumal ich auch bei anderen weiblichen Zygopteren (untersucht wurde namentlich *Agrion puella* L.) zu den gleichen Resultaten gelangt bin.

Bei einer Betrachtung des männlichen Abdomens von *Calopteryx* (Taf. I, Fig. 6) sind zunächst wieder dorsalwärts hinter dem 10. Tergit die beiden angeblichen «Cerci» *(Cd.)* zu bemerken. Sie sind beweglich mit dem Körper verbunden, sind etwas größer als beim Weibchen, medialwärts eingekrümmt, distal verdickt und mit Chitinhaaren besetzt. An der Homologie dieser «Cerci», die in systematischen Werken manchmal auch als «obere Appendices anales» bezeichnet worden sind, mit den bereits besprochenen Cercoidfortsätzen des Weibchens kann gar kein Zweifel obwalten.

Am 11. Segment bemerkt man ein verkümmertes Tergit mit einem kleinen knopfförmigen Höcker in der Medianlinie, als letzte Andeutung der Appendix dorsalis. Dieses rudimentäre 11. Tergit, welches sich ebenso wie der Höcker namentlich durch eine etwas dunklere Färbung auszeichnet, trägt an seinem hinteren Rande einige wenige lateral stehende Chitinhaare.

Am 11. Segment sind ferner zwei deutliche Sternithälften *(Stern. 11)* zu bemerken, die namentlich an ihrem medialen, die Afterspalte begrenzenden Rande mit starken Chitinborsten reichlich besetzt sind. Beim männlichen Geschlechte weisen diese beiden Sternithälften insofern eine Eigentümlichkeit auf, als sich an ihnen je ein chitinöser Fortsatz *(Cerc.)* von schwarzbrauner Farbe erhebt. Diese beiden Fortsätze, welche in systematischen Beschreibungen meist als «untere Appendices anales» aufgeführt werden, sind ungelenkig mit der betreffenden Sternithälfte verbunden und erreichen etwa die Hälfte der Länge der Cercoidanhänge.

In meiner früheren Arbeit habe ich schon darauf aufmerksam gemacht, daß man die soeben erwähnten «unteren Appendices anales» der männlichen Zygopteren mit einem gewissen Rechte als umgewandelte Cerci ansprechen kann, denn wenn es sich auch um stark modifizierte, an die Kopulationsvorgänge angepaßte Gebilde handelt, so ist doch ihre Lagebeziehung zum paarigen 11. Sternit die gleiche wie diejenige der lateralen Kiemen (larvalen Cerci) zu dem entsprechenden Körperteile.

Für die Laminae anales des Männchens gilt das gleiche wie für die oben besprochenen Laminae des Weibchens. Beim Männchen von *Agrion puella* L. traf ich, von

Formverschiedenheiten abgesehen, dieselben morphologischen Bestandteile wie beim *Calopteryx*-Männchen an.

Das Resultat dieser Beobachtungen läßt sich dahin zusammenfassen, daß bei männlichen wie bei weiblichen Zygopteren im imaginalen Zustande hinter dem 10. Abdominalsegmente zwei abgegliederte Cercoidanhänge (sogenannte «Cerci» oder «obere Appendices anales») vorkommen, die dem genannten Segmente morphologisch zugehören. Das 11. Tergit ist nur in verkümmertem Zustande erhalten, aber deutlich nachweisbar. Das paarige 11. Sternit ist dagegen kräftig entwickelt und beim Männchen mit zwei Anhängen (Cerci) versehen, die zur Kopulation dienen (sogenannte «untere Appendices anales»). Das Telson ist rudimentär, jedenfalls fehlen selbständige Laminae subanales und statt der Lamina supraanalis findet sich eine zwischen 11. Tergit und Afteröffnung gelegene schwache Hauterhebung.

D. Historisches über die Abdominalanhänge bei den Imagines der Zygoptera.

Die von mir in den vorhergehenden Abschnitten mitgeteilten Ergebnisse stimmen mit denjenigen Resultaten überein, die ich vor sieben Jahren in meiner Odonatenarbeit schon veröffentlicht hatte. Die jetzt zum Teile an neuem Materiale vorgenommenen Nachuntersuchungen haben also in vollem Umfange meine damaligen Beobachtungen und Schlußfolgerungen bestätigt.

Die entgegengesetzten Resultate von Handlirsch erkläre ich mir so, daß dieser Forscher nicht die Umwandlung der larvalen in die imaginalen Teile beobachtet hat. Jedenfalls ist es nicht richtig, wenn er schreibt, daß die neben dem Reste des 11. Tergits sitzenden zangenartigen (♂) oder kürzeren geraden (♀) Appendices (die Cercoide meiner Bezeichnungsweise) aus den Cercis der Larve hervorgingen und demnach gleichfalls als Cerci anzusprechen seien.

Ich habe im Gegensatze hierzu ganz bestimmt die Beobachtung gemacht, daß die fraglichen Anhänge nicht aus den larvalen Cercis hervorgehen, sondern daß sie aus den zapfenförmigen Cercoidanhängen der Larve ihren Ursprung nehmen. Es ist somit klar, daß sie nach Abstreifung der Larvenhaut nicht «Cerci» genannt werden dürfen, sondern in irgend einer bestimmten Weise (als Cercoide) unterschieden werden müssen.

Der von Handlirsch betonte Satz: «Es haben also auch die Imagines der Zygopteren echte Cerci», beruht demnach auf irrtümlichen Voraussetzungen und wird vom Standpunkte der vergleichenden Morphologie in dieser Fassung jedenfalls nicht aufrecht erhalten werden können.

Die nur bei männlichen Zygopteren vorkommenden und wohl sicher aus den Appendices laterales (= Cercis) der Larve hervorgegangenen Anhangsgebilde, die man bei der Imago als modifizierte Cerci ansehen kann, hat Handlirsch nicht als solche bezeichnet, sondern sie in seiner Fig. 12 und Fig. 13 als 11. Sternit gedeutet.

Handlirsch meint ferner, daß ich die schwach chitinisierte Lamina supraanalis, welche klappenförmig über der Afteröffnung liege, «für perforiert gehalten und einfach als After bezeichnet» hätte.

Zu dieser Meinung ist der genannte Autor vielleicht durch Betrachtung der Fig. 6 meiner früheren Arbeit veranlaßt worden, bei der die Lage der Afteröffnung tatsächlich

nicht ganz richtig markiert, sondern etwas zu weit dorsal angedeutet ist. Die betreffende Figur bezweckte aber auch hauptsächlich die Darstellung der Hinterleibsanhänge (Cercoide und Appendices laterales), auf die besonders im Text verwiesen wurde.

Aus dem Text meiner damaligen Arbeit (S. 39 und 40) geht weiter hervor, daß ich die Lage der Afteröffnung bei den Zygopteren richtig erkannt und beschrieben habe.

Gegen die Deutung der betreffenden schwach chitinisierten Hautpartie als Lamina supraanalis im Sinne von Handlirsch oder richtiger als Rudiment einer solchen habe ich, wie bereits oben erörtert wurde, natürlich nichts einzuwenden, obwohl ich diese Hautpartie freilich niemals in Form einer klappenartigen Bildung entwickelt sah. Handlirsch hat weiter als Laminae subanales den «schwächer chitinisierten abgegrenzten Saum» der 11. Sternithälften angesprochen. Morphologisch ist dies gewiß zulässig, ich bemerke aber doch, daß ich irgendwie selbständig sich abgrenzende Laminae an der betreffenden Stelle nicht finden konnte.

Hinsichtlich des Telsons kann ich somit ebenfalls nur bei der Ansicht bestehen bleiben, daß bei den Imagines der Zygopteren (Männchen und Weibchen von *Calopteryx splendens* und *Agrion puella*) das Telson sich durch sehr starke Verkümmerung seiner Bestandteile auszeichnet, indem nur schwach chitinisierte, im Gegensatz zu den benachbarten Segmentteilen auch nicht einmal mit Haaren besetzte und undeutlich abgegrenzte Hautpartien als Überreste desselben sich deuten lassen.

II. Die Morphologie des Hinterendes bei den Anisoptera.

A. Die Larvenperiode bei den Libelluliden.

1. Die jüngsten Larvenstadien.

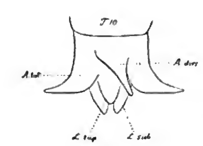


Fig. 6.
Hinterende einer jungen, einige Stunden nach dem Ausschlüpfen getöteten *Epitheca*-Larve von der Dorsalseite. *A. dors.* = Appendix dorsalis (= 11. Abdominaltergit). *A. lat.* = Appendix lateralis (= Cercus). *L. sub.* = Lamina subanalis. *L. sup.* = Lamina supraanalis. *T. 10* = 10. Abdominaltergit.

Die Libelluliden, von denen ich zur Untersuchung die ersten Stadien von *Epitheca bimaculata* Charp., *Libellula quadrimaculata* L., *Cordulia aenea* L. und *Sympetrum flaveolum* L. verwendete, schlüpfen in etwas anderer Form aus dem Ei als die Larven der Zygopteren. Die bei den Insecta amphibiotica so verbreiteten «Schwanzfäden» werden bei den Larven der Libelluliden wie bei allen Anisopterenlarven vermißt. Sie haben bei den letztgenannten Larven ihre fadenförmige Gestalt jedenfalls vollkommen eingebüßt und sind zu drei kegelförmigen, etwas abgeplatteten Zapfen geworden, die mit starken Chitinborsten besetzt sind und sich überhaupt kräftig chitinisiert zeigen. Diese den Schwanzfäden (Tracheenkiemen) der Zygopteren homologen Anhänge mögen gleichfalls Appendices genannt werden, sie gehören wie jene dem 11. Abdominalsegmente an und man kann die paarigen Appendices laterales als verlängerte 11. Sternithälften (Cerci) und die unpaare Appendix dorsalis als verlängertes 11. Tergit deuten.

Zwischen den drei Appendices bemerkt man die Bestandteile des Telsons in Form der drei Laminae anales, von denen mir an den untersuchten jugendlichen Libelluliden-

larven namentlich die beiden Laminae subanales durch ihre Größe und starke Entwicklung aufgefallen sind.

Eine Vorstellung von den genannten Teilen gibt Fig. 6. Dieselbe stellt eine von Handlirsch gegebene Reproduktion einer Zeichnung meiner früheren Arbeit (Taf. I, Fig. 2) dar. In der Deutung aller einzelnen Teile befindet sich der erwähnte Autor in erfreulicher Übereinstimmung mit mir.

Bei den jüngsten Stadien der Libelluliden *(Anisoptera)* sind demnach gerade wie bei den jüngsten Stadien der *Zygoptera* sechs Hinterleibsfortsätze vorhanden. Drei zapfenförmige Fortsätze sind die dem 11. Abdominalsegmente angehörenden Appendices, drei plattenförmige Fortsätze die dem Telson zuzurechnenden Laminae anales. In diesen frühen Stadien fällt namentlich noch die relative Größe und Selbständigkeit der Laminae anales auf.

2. Libellulidenlarven von 2—10 *mm* Körperlänge.

Die soeben erwähnten sechs Fortsätze erleiden während der in Rede stehenden Larvenperiode so unbedeutende Veränderungen, die eigentlich nur auf Größenwachstum namentlich der Appendices beruhen, daß sie hier unberücksichtigt bleiben können. Dagegen habe ich in diesem Abschnitte die Entstehung der Cercoidanhänge zu beschreiben.

An 2 *mm* langen *Epitheca*-Larven bemerkte ich am Hinterrande des 10. Tergits jederseits eine schmale Hypodermisverdickung, die als paarige Imaginalscheibe bezeichnet werden kann (Fig. 7, *Cd.*).

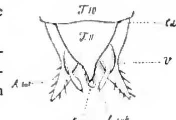


Fig. 7.
Hinterende einer 2 *mm* langen *Epitheca*-Larve von der Dorsalseite. *A. lat.* = Appendix lateralis (Cercus). *Cd.* = Imaginalscheibe für den Cercoidfortsatz. *L. sub.* = Lamina subanalis. *L. sup.* = Lamina supraanalis. *T. 10* = 10. Abdominaltergit. *T. 11* = 11. Abdominaltergit (= Appendix dorsalis). *V* = halbmondförmige Vertiefung an der Medialseite der Appendices.

Die deutliche Ausbildung der Imaginalscheiben vollzieht sich offenbar erst während der zweiten Häutung (die erste Häutung findet schon beim Ausschlüpfen aus dem Ei statt), denn vor der zweiten Häutung, also bei den jüngsten Larvenstadien ist es mir nicht gelungen, die Imaginalscheiben zu erkennen, weil die Hypodermiszellen an der betreffenden Stelle sich noch nicht genügend vermehrt haben, um die Entstehung einer Hautverdickung zu veranlassen.

Bei *Epitheca*-Larven von 3 *mm* Körperlänge sind schon zwei winzige buckelförmige Erhebungen entstanden, die unterhalb des etwas vorstehenden 10. Tergitrandes nach hinten vorspringen. Kernteilungen in der Nachbarschaft deuten darauf hin, daß an der betreffenden Stelle lebhaftere Entwicklungsvorgänge sich abspielen.

Bei einer Larve von *Libellula* von 5 *mm* Körperlänge sind die kleinen buckelförmigen Erhebungen zu zwei kleinen Höckerchen geworden und bei Larven derselben Art von etwa 6·5 *mm* Länge finden sich an der gleichen Stelle statt zweier Höckerchen zwei kleine Zäpfchen vor, die vom Hinterrande des 10. Tergits sich bereits abgegliedert haben. Fig. 8 *(Cd.)* stellt diese Gebilde in einem noch etwas weiter fortgeschrittenen Stadium dar.

Ich habe in diesem Abschnitt meine Beobachtungen mitgeteilt, die durch mikroskopische Untersuchung von Totopräparaten gewonnen sind. Ich kann hinzufügen, daß Untersuchungen von Schnittserien diese Befunde bestätigt haben, und daß die Zugehörigkeit der zäpfchenförmigen Cercoide zum 10. Abdominalsegment wie bei den Zygopteren durch die Anordnung der segmentalen Dorsalmakeln bewiesen wird.

In ganz entsprechender Weise wie bei den Zygopterenlarven entwickelt sich hiermit also auch bei den jugendlichen Anisopterenlarven ein Paar von Processus cercoides, die zu den primären Abdominalanhängen hinzutreten.

3. Libellulidenlarven von 10 *mm* Körperlänge bis zur fertigen Größe.

Die drei Appendices bleiben bis zum Schlusse der Larvenperiode fast unverändert. Es sind die drei spitzigen stachelähnlichen Gebilde, die den Körper der Libellenlarven hinten abschließen. Bei den Atembewegungen des Tieres werden sie leicht bewegt, im Momente der Gefahr können sie durch Muskelwirkung fest gegeneinander gepreßt werden und versperren auf diese Weise den Zugang zum After.

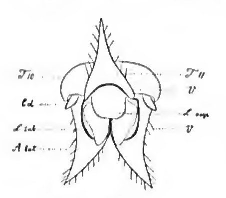


Fig. 8.
Hinterende einer *Epitheca*-Larve von ca. 10 *mm* Körperlänge, von der Dorsalseite gesehen. Das 11. Tergit ist in die Höhe geklappt. *A. lat.* = Appendix lateralis (= Cercus). *Cd.* = Cercoid. *L. sub.* = Lamina subanalis. *L. sup.* = Lamina supraanalis. *T. 10* = 10. Abdominaltergit. *T. 11* = Appendix dorsalis (= 11. Abdominaltergit). *V.* = halbmondförmige Vertiefung an der Medialseite der Appendices.

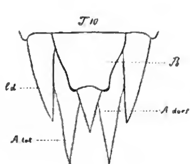


Fig. 9.
Hinterende einer ausgewachsenen männlichen *Epitheca*-Larve von der Dorsalseite gesehen, nur die Anhänge sind markiert, ihr Haarbesatz fortgelassen. *A. dors.* = Appendix dorsalis. *A. lat.* = Appendix lateralis (= Cercus). *B.* = Basalstück der Appendix dorsalis (= 11. Tergit). *Cd.* = Cercoid. *T. 10* = 10. Abdominaltergit.

Die dreieckigen Appendices laterales sitzen mit breiter Basis dem 10. Sternite an, die ebenso gestaltete Appendix dorsalis dem 10. Tergite. Alle drei Appendices tragen gewöhnlich Haare. Löst man die Appendices vom Körper ab oder betrachtet man sie in stark gespreiztem Zustande von der Medianseite (Innenseite), so bemerkt man, daß sie an der letztgenannten Seite, und zwar an ihrer Basis (vorn) je eine längliche halbmondförmige Vertiefung besitzen. Der konvexe Rand dieser halbmondförmigen, bei Fig. 8 *(V.)* an den drei Appendices sichtbaren Vertiefungen ist nach hinten gerichtet.

Eine weitere Eigentümlichkeit, die ich hier noch zu erwähnen habe, tritt erst bei älteren, nahezu ausgewachsenen männlichen Larven auf und betrifft die Appendix dorsalis. Die letztere bekommt nämlich dorsalwärts an ihrer Basis eine dicke wulstförmige Erhöhung. Diese Formveränderung der Appendix dorsalis habe ich bisher am deutlichsten bei älteren männlichen Larven von *Epitheca bimaculata,* wenig deutlich oder gar nicht aber bei denjenigen anderer Libelluliden bemerkt.

Fig. 9 zeigt die Appendix dorsalis einer männlichen *Epitheca*-Larve von oben (dorsal) gesehen. Man erkennt sogleich die basale wulstförmige Erhebung *(B.),* die in zwei lateralen dunkler gefärbten Knöpfen endigt. Der Spitzenteil der Appendix dorsalis ist unverändert geblieben *(A. dors.).*

Fig. 10 zeigt dieselben Teile eines Weibchens. Bei letzterem fehlt die wulstförmige Erhebung und die Appendix dorsalis ist daher in ihrer ganzen Ausdehnung unverändert geblieben.

Es handelt sich somit bei der beschriebenen Eigentümlichkeit um einen erst in späteren Larvenstadien ausgeprägten sekundären Sexualcharakter, der morphologisch ohne Bedeutung ist, physiologisch aber mit der Entstehung des sogenannten medianen Analanhanges (Appendix dorsalis) des Männchens zusammenhängt, der wohl bei der Begattung als Klammerorgan eine Rolle spielen dürfte.

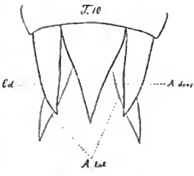


Fig. 10.
Hinterende einer ausgewachsenen weiblichen *Epitheca*-Larve von der Dorsalseite gesehen. *A. dors.* = Appendix dorsalis (= 11. Tergit). *A. lat.* = Appendix lateralis (= Cercus). *Cd.* = Cercoid. *T. 10* = 10. Abdominaltergit.

Die drei Laminae anales (Fig. 6—8 *L. sub.*, *L. sup.*) werden mit dem zunehmenden Alter und der zunehmenden Größe der Larven immer schwieriger zu beobachten. Die rückläufige Entwicklung oder der relative Stillstand der Entwicklung, der an den Bestandteilen des Telsons auffallend ist, ist jedoch verständlich, weil physiologisch die drei Appendices die Stelle der drei Laminae anales übernehmen und die Afterpartie vor etwaigen Verletzungen und äußeren Insulten schützen.

Immerhin sind die Laminae anales selbst noch bei völlig ausgewachsenen Larven als deutlich chitinisierte Platten zu erkennen. Sie liegen den Appendices dicht an. Letztere besitzen an ihrer Basis die oben erwähnten halbkreisförmigen Aushöhlungen. Am Grunde dieser Vertiefungen entspringen die drei Laminae, die man sofort zu Gesicht bekommt, wenn man die Appendices etwas auseinanderbiegt (Fig. 8). Den freien hinteren Rand der Lamina supraanalis fand ich in einzelnen Fällen in der Medianlinie etwas ausgeschnitten. Die Laminae subanales scheinen immer halbmondförmig zu sein mit dunkler chitinisiertem freien Rande. In der Regel passen sich die drei Laminae anales den erwähnten halbmondförmigen Vertiefungen an der Innenseite der Appendices in Form und Größe an.

Zwischen den drei Laminae anales befindet sich die Afteröffnung, durch welche das Atemwasser in den Mastdarm gelangt.

Die zwei Cercoidfortsätze, deren Entstehung im vorigen Abschnitte beschrieben wurde, sind auch bei den Libellenlarven ebenso wie bei den Zygopterenlarven meiner Ansicht nach noch funktionslose Gebilde. Ihre Beobachtung bereitet keine Schwierigkeiten. Es sind spitze kegelförmige Zapfen, neben der Appendix dorsalis gelegen und bei der Dorsalansicht der Larve sofort zu erkennen. Sie sind kürzer als die drei Appendices und erreichen auch bei der ausgewachsenen Larve noch nicht die Länge der Appendix dorsalis.

B. Die Larvenperiode der Aeschniden.

Bezüglich der Aeschniden verfügte ich bei meiner früheren Odonatenarbeit nur über einige Beobachtungen an ausgewachsenen Larven. Hiermit hatte ich mich begnügt, weil meine Befunde an diesem Materiale so gänzlich mit meinen anderweitigen Ergebnissen im Einklang standen.

Da aber Handlirsch neuerdings zu abweichenden Resultaten durch das Studium zweier verschiedener Entwicklungsstadien von *Aeschna*-Larven gekommen ist, so habe ich jetzt ein ziemlich umfangreiches Untersuchungsmaterial von Aeschniden zum Vergleich herangezogen. Die jüngeren Stadien dieses Materiales stammen allerdings nicht aus der Umgebung Berlins, sondern aus dem Schildkrötensee (Tscherepachowoje Osero)

bei Tiflis, wo sie bei Gelegenheit einer von mir mit Herrn Dr. Samter ausgeführten Reise gesammelt und in Alkohol konserviert wurden.

Aus dem genannten See besitze ich Larven von *Anax* von schwarzbrauner Färbung, deren Körper mit zwei auffallenden gelblichweißen Querbinden versehen ist.

Die vordere Querbinde liegt im Thorax und in den beiden ersten Abdominalsegmenten, die hintere ist namentlich im Bereiche des 8. und 9. Abdominalsegmentes entwickelt. Eine Bestimmung dieser ausländischen *Anax*-Larven dürfte zur Zeit nicht möglich sein. Larven dieser Art besitze ich in verschiedenen Körperlängen von 3–11 *mm*. Darüber hinaus habe ich größere *Aeschna*-Larven anderer Arten untersucht, als deren Körperlängen ich 20, 25, 31, 35, 38 und 47 *mm* (inklusive Appendices) feststellte und von denen die größten Larven kurz vor der Verwandlung stehen.

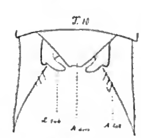


Fig. 11. Hinterende einer ca. 3 *mm* langen *Anax*-Larve von der Dorsalseite gesehen. *A. dors.* = Appendix dorsalis (= 11. Abdominaltergit. *A. lat.* = Appendix lateralis (= Cercus), an der Basis mit halbmondförmiger Vertiefung. *L. sub.* = Lamina subanalis, aus der halbmondförmigen Vertiefung entspringend. *T. 10* = 10. Abdominaltergit.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen fasse ich kurz zusammen, weil sie in keinem einzigen wichtigen Punkte von den oben für Libelluliden geschilderten Beobachtungen abweichen.

Die jüngsten Aeschnidenlarven *(Anax)* haben noch keine Cercoidanhänge, sondern nur drei Appendices am 11. Segmente und drei Laminae anales. Von den Appendices (Fig. 11) verdient die mediane den Namen «Appendix» dorsalis allerdings insoferne noch nicht, als von ihr lediglich erst der Basalteil als 11. Tergit entwickelt ist, das eine ziemlich breite und kurze Platte darstellt. Die Appendices laterales (Cerci) sind dagegen lange schmale, mit scharfer Spitze endigende «Schwanzstacheln», die mit einigen langen Sinnesborsten versehen sind.

Imaginalscheiben für die Cercoide konnte ich nicht auffinden, indessen gestattete der Erhaltungszustand meines für histologische Zwecke nicht konservierten Materiales eine genauere Untersuchung nicht.

Die Entstehung der Cercoide während der späteren Larvenzeit bietet gar nichts Abweichendes von den oben für Zygopteren und Libelluliden beschriebenen Verhältnissen. Ich konnte die beiden Cercoide in Form winziger Knöpfchen schon bei einer *Anax*-Larve von 5 *mm* Länge erkennen. Bei den älteren Larven werden sie zu kurzen spießförmigen Fortsätzen, deren Lage und Form ganz mit der aller übrigen mir bekannten Odonatenlarven übereinstimmt.

Die Laminae anales werden auch bei den Aeschnidenlarven im weiteren Entwicklungsverlaufe relativ klein und unansehnlich, ohne indessen völlig zu verschwinden. Man erkennt die drei schwach chitinisierten Plättchen leicht beim Auseinanderbiegen der «Schwanzstacheln» oder Appendices. Jede der drei Appendices besitzt an ihrer Innenseite (Medialseite) eine an der Basis gelegene halbmondförmige Aushöhlung, in der eine kleine Lamina analis versteckt sitzt, es kehren somit die gleichen Verhältnisse wie bei den Libellulidenlarven wieder, bei denen nur die Appendices kürzer und die Laminae anales daher leichter auffindbar sind.

Die einzigste Eigentümlichkeit, welche hier noch für Aeschnidenlarven zu erwähnen ist, betrifft die Appendix dorsalis. Schon oben wurde erwähnt, daß es sich bei letzterer zunächst nur um ein 11. Tergit handelt. Dieses 11. Tergit wächst aber bei älteren Larven zu einer eigentlichen Appendix aus, die sich von den lateralen Cercis nur durch ihre etwas geringere Länge unterscheidet. Auch ist bei allen von mir untersuchten

älteren Larven die Appendix dorsalis an der Spitze gegabelt, während die Appendices laterales in eine einfache Spitze ausgehen.

Mit dem Auswachsen des 11. Tergits stellen die nun vorhandenen drei Appendices die für die Aeschnidenlarven bekannten und typischen drei langen spitzigen Schwanzstacheln am Hinterende dar, mit denen das in die Hand genommene Tier seinen Angreifer zu verwunden und abzuwehren sucht.

Es ist schließlich noch auf eine geringfügige Umgestaltung der Appendix dorsalis bei älteren männlichen Larven aufmerksam zu machen, der neuerdings mit Unrecht eine wichtige morphologische Bedeutung zuerkannt worden ist. An der Appendix dorsalis zeigt sich bei den betreffenden Larven an der Dorsalseite eine kleine Querfurche, durch welche ein basales, schuppenartig erhabenes 11. Tergit von dem übrigen hinteren Teile, der eigentlichen Appendix, abgeschnürt wird. Die Abschnürung ist aber selbst bei völlig ausgewachsenen Larven durchaus keine vollständige, denn ventral stehen die beiden Teile in unmittelbarem Zusammenhange miteinander, der um so erklärlicher ist, als sie bei jüngeren Stadien überhaupt ein zusammengehöriges Ganzes bilden. Auch bei einer wohl ausgewachsenen, 33 *mm* langen männlichen Larve von *Gomphus villosipes* Selys. aus Nordamerika sind 11. Tergit und Appendix dorsalis zwar als solche markiert, bilden aber unverkennbar nur einen gemeinsamen Anhang.[1])

Bei den weiblichen Äschnidenlarven ist die beschriebene Eigentümlichkeit nur andeutungsweise vorhanden, bei ihnen ist die Basis (11. Tergit) noch ohne jede Grenze mit dem spießförmig vorstehenden Schwanzstachel (Appendix dorsalis) vereinigt.

In dem soeben geschilderten Verhalten des 11. Tergits (Appendix dorsalis) bei den männlichen Larven von Aeschniden ist also nur ein sekundärer Geschlechtscharakter zu erblicken, den ich in ganz analoger Weise schon oben für die männlichen *Epitheca*-Larven beschrieben habe.

C. Historisches über die Hinterleibsanhänge der Anisopterenlarven.

Es ist auffallend, in welcher wesentlichen Weise die Beobachtungen von Handlirsch von den hier mitgeteilten Befunden und von den damit in Übereinstimmung stehenden früheren Beschreibungen von mir abweichen. Die gesamte Morphologie des Hinterleibes der Odonatenlarven erhält ein anderes Bild, wenn man sich der Handlirschschen Darstellung anschließt, denn die Deutung fast aller Teile ist im letzteren Falle wesentlich abweichend ausgefallen.

Handlirsch sucht einen Teil der zwischen ihm und mir bestehenden Differenzen damit zu erklären, daß er meint, ich müsse mich wohl in der Zählung der Körpersegmente geirrt haben. Ich kann demgegenüber aber versichern, daß meine damaligen Beobachtungen mit aller erforderlichen Sorgfalt angestellt wurden, und die jetzt selbstverständlich von mir vorgenommenen Nachprüfungen haben in der Tat die vollständige Richtigkeit meiner früheren Angaben auch in der Zählung und Bezeichnung der Segmente ergeben.

Hier liegt also der Fehler nicht, wohl aber in dem Umstande, daß Handlirsch allem Anscheine nach nicht die jüngeren Larvenstadien in den Kreis seiner Untersuchungen gezogen hat. Das jüngste von mir beschriebene Larvenstadium, auf das auch

[1]) In meiner früheren Odonatenarbeit habe ich dieses Verhalten, welches von mir an einheimischen *Aeschna*-Larven bereits beobachtet wurde, gar nicht erwähnt, weil es morphologisch ohne Bedeutung ist.

Handlirsch am Eingange seiner Arbeit Bezug nimmt und in dessen Deutung er ganz mit mir übereinstimmt, besitzt eine Körperlänge von kaum 2 *mm*, das darauf folgende von Handlirsch beschriebene Stadium aber bereits eine solche von 32 *mm*. Zwischen beiden finden sich natürlich zahlreiche andere Stadien vor, an denen sich gerade sehr wichtige Beobachtungen über die Umbildungen der Abdominalanhänge machen lassen. Diese Zwischenstadien sind von dem genannten Forscher unberücksichtigt geblieben. Hierdurch kommt es wohl, daß von ihm Körperteile miteinander identifiziert werden konnten, die bei jungen und alten Larven gar nicht zusammengehören und andererseits zusammengehörende Körperteile, deren Wachstum und allmähliche Entwicklung sich bei den Zwischenstadien Schritt für Schritt verfolgen läßt, zu verschiedenen Segmenten gerechnet wurden.

Nur so kann ich es mir erklären, daß Handlirsch bei den Anisopterenlarven als «Laminae anales» Teile deutet, die er bei den Zygopterenlarven mit Recht als Cerci (Appendices laterales) aufgefaßt hat, und daß er bei den Anisopterenlarven mit «Cerci» die Cercoidfortsätze bezeichnet, deren Entstehungsweise ihm offenbar fremd geblieben ist und welche von ihm bei den Zygopterenlarven als morphologisch unwichtige Zäpfchen angesehen wurden.

Unter diesen Umständen ist es dann ganz erklärlich, daß die Vergleiche des genannten Autors zwischen Anisopteren- und Zygopterenlarven nicht zutreffend sind, worauf ich schon oben hingedeutet hatte. Handlirsch meint nämlich, daß die drei großen Anhänge der *Calopteryx*-Larve nicht homolog mit den drei großen Anhängen der *Aeschna*-Larve seien, denn diese gehörten zum Telson, jene dagegen zum 11. Segmente.

Diese Meinung ist aber irrtümlich, sie steht jedenfalls in vollkommenem Widerspruch zu meinen Beobachtungen und sie läßt sich ebensowenig mit den Angaben vereinigen, die schon der bekannte sorgfältige Erforscher amerikanischer Odonaten Ph. P. Calvert[1]) gemacht hat. Tatsächlich sind die drei großen Anhänge bei der Larve von *Calopteryx* und der von *Aeschna* einander homolog, denn sowohl bei den Zygopterenlarven wie bei den Anisopterenlarven gehören die großen Hinterleibsanhänge (Appendices) zum 11. Segmente.

Die Differenzen zwischen Handlirsch und mir speziell in der Deutung der Hinterleibsanfänge bei der *Aeschna*-Larve glaube ich hier nicht im einzelnen auseinandersetzen zu müssen; ich begnüge mich damit zu bemerken, daß nach meinen Ergebnissen die von Handlirsch als «Cerci» bezeichneten Anhänge der *Aeschna*-Larve die typischen Cercoidfortsätze sind, während die bei der genannten Larve von ihm als «Laminae anales» gedeuteten Gebilde als Cerci (Appendices laterales) angesehen werden müssen.

Ferner ist von Handlirsch an älteren Anisopterenlarven die Beobachtung gemacht worden, daß das 11. Tergit von der eigentlichen Appendix dorsalis abgesetzt ist. Diese ganz zutreffende Beobachtung führte ihn zu einer weiteren irrtümlichen Folgerung, denn da das 11. Tergit richtig als solches aufgefaßt und bezeichnet wurde, ihm aber sein früherer Zusammenhang mit der Appendix dorsalis unbekannt war, so glaubte er nunmehr den letzteren Anhang bei den Anisopteren als «Lamina supraanalis» ansprechen zu können. Allerdings hat er schon drei Seiten darauf den Zusammenhang bei den ganz übereinstimmend gelagerten beiden Teilen der Zygopterenlarven richtig

[1]) Catalogue of the Odonata-Dragonflies of the vicinity of Philadelphia. Trans. Amer. Entom. Soc., vol. 20, 1893.



erkannt und im Gegensatze zu den Anisopteren in diesem Falle die betreffenden Teile gerade wie ich als 11. Tergit und Appendix dorsalis erklärt.

Vor allem ist es Handlirsch bei seinen Beobachtungen an Aeschnidenlarven aber entgangen, daß er es hier nur mit einem männlichen Sexualcharakter zu tun hatte. Offenbar wurden von ihm nur männliche Larven untersucht.

Weibliche *Aeschna*-Larven lassen ohne jede Schwierigkeit den tatsächlich vorhandenen unmittelbaren Zusammenhang zwischen dem 11. Tergit und der Appendix dorsalis erkennen. Diese beiden Teile sind überdies bei männlichen Larven noch miteinander verschmolzen und ihre morphologische Zusammengehörigkeit wird weiterhin durch einen Vergleich mit Libellulidenlarven beiderlei Geschlechtes sofort mit Evidenz erwiesen.

Hieraus ergibt sich, daß der von Handlirsch bei den Anisopterenlarven «Lamina supraanalis» genannte Teil die Appendix dorsalis des 11. Tergits ist.

Für nicht zutreffend kann ich es schließlich halten, wenn Handlirsch meint, daß der Anus der Aeschnidenlarven von einem weichen, «unregelmäßig» faltigen Hautsaum umgeben sei. Ich finde in der Umgebung der Afteröffnung bei diesen Larven stets drei regelmäßige halbmondförmige faltenartige Erhebungen, die drei Laminae anales, die ich von ganz jungen Larvenstadien an bis zur ausgewachsenen Larve mit aller Sicherheit verfolgen konnte.

Die wahren Laminae anales sind Handlirsch also bei den Anisopterenlarven entgangen, ein Übersehen, das allerdings bei der geringen Größe, welche diese Teile gerade bei der *Aeschna*-Larve haben, sehr wohl verständlich ist.

D. Die Abdominalanhänge der Anisopterenlarven während der Metamorphose.

Zur Untersuchung verwendete ich männliche Libellulidenlarven, sowie Aeschnidenlarven männlichen und weiblichen Geschlechtes.

Aufgehellte Exemplare, die kurz vor der Verwandlung stehen (Taf. I, Fig. 2 und 5), zeigen zunächst eine starke Füllung der Cercoide mit dunklem imaginalen Gewebe *(Cd. im.)*. In dieser Beziehung ist also eine vollkommene Übereinstimmung zwischen Anisopteren- und Zygopterenlarven vorhanden.

Eine weitere Übereinstimmung spricht sich darin aus, daß das lebende Gewebe aus den hinteren (distalen) Teilen der drei Appendices *(Ap. lat.* und *Ap. dors.)* verschwindet und letztere deswegen hell erscheinen. Bei den Zygopteren mit ihren langen Appendices (Schwanzkiemen) ist das Schwinden der Hypodermis natürlich leichter zu beobachten als bei den mit kurzen Appendices (Schwanzstacheln) versehenen Anisopteren.

Bei den letzteren scheint keine eigentliche Atrophie der Hypodermis stattzufinden, sondern nur eine Zurückziehung derselben und Beschränkung auf den basalen Teil. Deutlich ist dies an den lateralen Appendices (Cerci) zu sehen. Das Fehlen der Hypodermis in dem hinteren Spitzenteile bei reifen Larven erlaubt mit Sicherheit den Schluß zu ziehen, daß diese Anhänge bei der Imago in sehr wesentlich verkürzter Form wiederkehren müssen. Tatsächlich lassen sich die imaginalen Teile schon als kleine halbmondförmige oder rundliche Platten von dunkler Färbung (Taf. I, Fig. 2, *Stern. 11 im.* und *L. sub. im.*) in der Basis der larvalen Cerci erkennen. Von den letzteren werden also nur die Basalteile = 11. Sternithälften bei der Imago erscheinen können.

Ganz ähnlich liegt es bei der unpaaren Appendix dorsalis, hier ist nur der eine Unterschied vorhanden, daß der sich erhaltende Basalteil (= 11. Tergit) beim Männchen sehr viel größer ist als beim Weibchen.

Bei den männlichen Libellulidenlarven sehe ich ebenfalls das imaginale 11. Tergit in der Basis der larvalen Appendix dorsalis stecken, deren distaler Teil nur noch aus einer leeren Chitinhülse besteht.

Bei den männlichen Aeschnidenlarven ist das imaginale 11. Tergit (Taf. I, Fig. 5, *Terg. 11 im.*) nur in dem oben beschriebenen, durch eine Furche abgesetzten Basalteil verborgen, der mit imaginalem Gewebe ganz erfüllt ist, während auch hier der hintere spießähnlich vorstehende Teil, die eigentliche Appendix dorsalis *(Ap. dors.)*, hohl ist.

Untersucht man Larven, die unmittelbar vor der Verwandlung stehen und bei denen das imaginale Chitin schon vollkommen fertig ist, so füllen die imaginalen Teile die entsprechenden larvalen nicht mehr vollständig aus, sondern haben sich infolge eines stärkeren Abhebens der Larvenhaut schon sämtlich weiter von dieser zurückgezogen.

Am Grunde der larvalen Laminae anales habe ich bei Libellulidenlarven gleichfalls das imaginale Gewebe bemerkt.

Nach diesen Beobachtungen an Larven, welche in der Umwandlungsperiode stehen, ist also zu erwarten, daß bei den Imagines der Anisopteren außer zwei großen Cercoidanhängen noch paarige Sternithälften des 11. Segmentes (ohne Cerci) und ein unpaares, besonders beim Männchen stark entwickeltes 11. Tergit vorhanden sein werden, und daß endlich (in der Regel) auch Laminae anales sich werden erkennen lassen.

E. Die Morphologie des Hinterendes bei den Imagines der Anisopteren.

Die aus meinen Beobachtungen im vorigen Abschnitte gezogenen Schlußfolgerungen werden bei Untersuchung ausgebildeter Aeschniden und Libelluliden bestätigt. Es dürfte genügen, wenn ich als Beispiele meine Befunde an einer Aeschnide und Libellulide mitteile, obgleich auch noch andere Formen *(Orthetrum brunneum* Fousc., *Libellula quadrimaculata* L., *Cordulia aenea* L., *Epitheca bimaculata* Charp.) von mir untersucht wurden.

Beim Weibchen von *Aeschna* sind zwei lange kegelförmige Hinterleibsanhänge vorhanden, die wegen ihrer Größe sofort zu bemerken sind und die Länge des 9. und 10. Abdominalsegments zusammengenommen übertreffen. Die beiden Anhänge sind als Processus cercoides zu bezeichnen. Ihre Herkunft aus den larvalen Cercoiden kann nach den oben mitgeteilten Beobachtungen keinem Zweifel unterliegen.

Bestandteile des 11. Abdominalsegments zeigen sich bei der Imago sowohl dorsal wie ventral entwickelt. Dorsal findet man das 11. Tergit, eine breite, am Grunde der Cercoide gelegene Platte mit abgerundetem Hinterrande und mit Chitinhaaren besetzt. Ventral zeigt sich das paarige 11. Sternit. Jede Sternithälfte ist etwa halbmondförmig und gleichfalls mit langen Haaren versehen. Cerci (Appendices laterales) fehlen.

Das 12. Abdominalsegment (Telson) besteht aus den drei Laminae anales, auf deren schwache Entwicklung bei älteren Larven schon oben ausdrücklich aufmerksam gemacht wurde. Es darf daher nicht überraschen, daß auch bei der Imago die Laminae nur in verkümmertem, schwach chitinisiertem Zustande vorhanden sind. Sie sind zu weichhäutigen Wülsten geworden, die dicht den 11. Sternithälften und dem 11. Tergit angelagert sind und nur durch eine Furche von diesen Teilen getrennt werden. Ihre

Natur als selbständige Skelettbestandteile geben die Laminae anales indessen auch noch darin zu erkennen, daß sie bei manchen Arten von *Aeschna* mit einigen Haaren besetzt sind.

Beim Männchen von *Aeschna* (Taf. I, Fig. 7) fallen drei lange Anhänge am Hinterleibsende auf, zwei laterale längere *(Cd.)* mit schmaler Basis und etwas verbreiteter Spitze und ein medialer kürzerer Anhang *(Ap. dors.)* mit breiter Basis und etwas verjüngter Spitze.

Die lateralen Anhänge sind die beiden Cercoide, der mediale Anhang das verlängerte 11. Tergit. Die Entwicklungsgeschichte bestätigt diese Deutung, überdies erinnert namentlich das imaginale, in Form einer breiten medianen Platte vorstehende 11. Tergit in seiner Form noch sehr stark an das larvale 11. Tergit (Basis der Appendix dorsalis). Wie dieses weist es noch an seiner Unterseite (Ventralseite) eine große, ungefähr halbkreisförmige Vertiefung (Fig. 7, *V.*) auf.

Die verbreiterte Basis des plattenförmigen imaginalen 11. Tergits (medialen Anhanges) ist stets ein wenig unter den Hinterrand des 10. Tergits zurückgezogen. Zieht man nun dieses 11. Tergit künstlich hervor, so findet man bei der Dorsalansicht an seiner Basis noch ein weiteres dunkel gefärbtes, etwa rechteckiges Skelettstück. Die Lage dieses die ganze Breite zwischen den beiden Cercoidanhängen einnehmenden Skelettstückes, welches im normalen Zustande seine chitinöse Außenfläche nach unten (ventral) wendet, macht es sehr wahrscheinlich, daß es sich nur um einen chitinisierten Teil der Intersegmentalhaut handelt. Jedenfalls kann es keine morphologische Wichtigkeit besitzen, denn ein derartiger Teil fehlt während der gesamten Larvenperiode. Ich bezeichne daher das in Rede stehende Skelettstück als accessorische Platte.

Das paarige 11. Sternit (Taf. I, Fig. 7, *Stern. 11*) ist kräftig chitinisiert, sein freier hinterer Rand trägt median je einen kurzen zackenartigen Vorsprung.

Cerci fehlen wie beim Weibchen.

Der Nachweis der drei Laminae anales (Taf. I, Fig. 7, *L. sub.* und *L. sup.*) gelingt ohne Schwierigkeit. Die beiden Laminae subanales schließen sich den 11. Sternithälften an und sind mit langen Haaren besetzt. Die kurze zipfelförmige Lamina supraanalis liegt an der gleichen Stelle wie bei der Larve, d. h. in der halbmondförmigen Aushöhlung an der Unterseite des 11. Tergits (Appendix dorsalis), sie ist nur an ihrem hinteren Teile mit einigen Haaren versehen.

Bei den Imagines der Libelluliden ist die Morphologie des Hinterleibes die gleiche wie bei den Aeschniden. Ich wähle hier als Beispiel eine bei Berlin sehr häufige Art: *Leucorrhinia pectoralis* Charp.

Beim Weibchen von *Leucorrhinia* sind zwei stark hervortretende kegelförmige Hinterleibsanhänge entwickelt, die Cercoide (Taf. I, Fig. 1, *Cd.*). Sie entspringen rechts und links am Hinterrande des 10. Tergits und besitzen ein zugespitztes freies Ende.

Das 11. Tergit ist an seiner Basis etwa halb so breit wie das vorhergehende 10. Tergit, es liegt zwischen den beiden Cercoiden und ist an seiner dorsalen Fläche wie an seinem hinteren abgerundeten freien Rande mit langen Haaren besetzt.

Weitere Teile sind bei der Betrachtung von der Dorsalseite nicht zu erkennen.

In der Ventralansicht (Fig. 1) bemerkt man zunächst die beiden Sternithälften des 11. Abdominalsegments. An jeder Sternithälfte scheidet eine seichte Longitudinalfurche einen medialen von einem lateralen Teile ab. Cerci fehlen.

Die drei beim *Leucorrhinia*-Weibchen wie bei anderen weiblichen Libelluliden deutlich erkennbaren Laminae anales *(L. sup., L. sub.)* sind zipfelförmig und mit langen

Haaren reichlich besetzt. Ihre Lage ist die gleiche wie bei den Aeschniden, bei denen die Laminae aber stärker reduziert zu sein pflegen.

Beim Männchen von *Leucorrhinia* (Taf. I, Fig. 4) trifft man wie beim *Aeschna*-Männchen drei Fortsätze am Hinterleibsende an, von denen die beiden lateralen *(Cd.)* die Cercoidanhänge sind, während der mediane *(Ap. dors.)* dem 11. Tergit (= Appendix dorsalis) entspricht.

Das 11. Tergit («mittlerer Anhang») ist eine breite zungenförmige schwarzbraune Platte, deren hinterer freier Rand schwach ausgeschnitten ist. Wie bei *Aeschna* ist auch hier das 11. Tergit unter dem Hinterrande des 10. Tergits mit seiner Basis eingesenkt. Dagegen fehlt das für *Aeschna* beschriebene accessorische Chitinstück. Zwischen dem Hinterrande des 10. Tergits und dem Vorderrande des 11. Tergits findet sich nur eine ganz schwach chitinisierte Platte, welche nur median Spuren einer stärkeren Chitinisierung aufweist und dort dunkler gefärbt ist, im übrigen aber noch den Eindruck einer Intersegmentalhaut hervorruft.

In der Ventralansicht zeigen sich die kurzen dunkelgefärbten 11. Sternithälften *(Stern. 11)*. Cerci sind nicht vorhanden.

Die drei Laminae anales sind deutlich chitinisiert und mit Haaren besetzt. Über ihre Lagerung ist nichts Besonderes zu bemerken.

Meine Resultate fasse ich dahin zusammen, daß bei männlichen wie weiblichen Anisopteren im imaginalen Zustande hinter dem 10. Abdominalsegmente zwei abgegliederte Cercoidanhänge (sogenannte «Cerci» oder «Analanhänge») sich vorfinden, die genetisch dem 10. Abdominalsegmente angehören.

Bei männlichen Anisopteren ist das 11. Tergit zu einem medianen Anhang oder Appendix dorsalis («unterer oder mittlerer Analanhang») entwickelt, an dessen Basis bei größeren Arten noch eine unter dem 10. Tergit versteckt sitzende accessorische Platte hinzukommt. Bei weiblichen Anisopteren ist das 11. Tergit als einfache Platte ausgebildet. Bei beiden Geschlechtern sind paarige 11. Sternithälften vorhanden und ferner drei kleine, meist sehr kümmerlich entwickelte Laminae anales.

F. Historisches über die Abdominalanhänge bei den Imagines der Anisoptera.

Da Handlirsch den Abdominalanhängen der Larve eine so erheblich von der meinigen abweichende Deutung gegeben hat, so ist es selbstverständlich, daß seine Befunde hinsichtlich der Imagines ebensowenig mit den meinigen im Einklang stehen können. Immerhin ist doch auffallend, wie weit unsere Auffassungen auseinandergehen.

Handlirsch gibt zunächst eine topographische Darstellung von dem Hinterleibsende männlicher Aeschniden, bei welcher alle Teile — mit Ausnahme der ihm entgangenen Lamina supraanalis — genannt werden. Er erwähnt hierbei die oben beschriebenen und zunächst ins Auge fallenden drei großen Anhänge des Männchens, nämlich «eine feste unpaare länglich dreieckige Platte (Appendix dorsalis = 11. Tergit meiner Nomenklatur) und zwei mächtige bewegliche laterale Anhänge, die ‚Appendices' der systematisch deskriptiven Arbeiten (Cercoide meiner Nomenklatur)». Er fährt dann fort: «Zieht man nun mit der Pinzette an der unpaaren Platte, so erscheint hinter dem Endrande des 10. Tergits noch eine gut begrenzte und gut chitinisierte quer viereckige Platte, die für gewöhnlich eingestülpt ist, und wohl niemand wird nunmehr daran

zweifeln, daß diese eingestülpte Platte das wohlerhaltene Tergit des 11. Segmentes darstellt. Die dreieckige Endplatte ist daher die Lamina supraanalis des Telson.»

Diesen von Handlirsch gezogenen Schlußfolgerungen kann ich mich nicht anschließen. Allerdings scheinen sie nahezuliegen, sobald man nur den Körperbau männlicher Aeschniden berücksichtigt. Sobald man aber, wie das doch bei derartigen morphologischen Fragen unumgänglich notwendig ist, noch andere anisoptere Libellen oder selbst nur weibliche Individuen von *Aeschna* untersucht, zeigt sich sogleich, daß die gegebenen Erklärungen nicht das Richtige treffen.

Die durch künstliches Hervorziehen sichtbar zu machende «quer viereckige Platte» betrachte ich als eine sekundäre Verdickung der Intersegmentalhaut und nicht als 11. Tergit.

Bei dem Einsinken des 11. Tergits (der «unpaaren Platte») unter das Hinterende des 10. Tergits wird natürlich die Intersegmentalhaut an der betreffenden Stelle stark ausgedehnt und es ist leicht verständlich, daß dieselbe dort eine nachträgliche stärkere Chitinisierung erfahren kann, weil eine solche zweifellos im Interesse der Sicherung und Befestigung der als Klammerorgane bei der Begattung funktionierenden Hinterleibsanhänge liegt.

Bei Libellen von bedeutender Körpergröße und dementsprechender starker Chitinisierung, z. B. bei *Aeschna* und *Epitheca*, ist die Verdickung der Intersegmentalhaut an der fraglichen Stelle natürlich am stärksten und führt dann zur Ausbildung einer wohl abgegrenzten accessorischen Platte. Bei kleineren Libellen, z. B. auch noch bei *Libellula quadrimaculata*, ist dagegen die Chitinisierung schwächer und die Natur der betreffenden Körperpartie als Intersegmentalhaut noch zu erkennen, wie an Taf. I, Fig. 9 dargestellt ist.

Der Beweis, daß es sich bei diesem Gebilde nicht um ein 11. Tergit, sondern um eine accessorische Platte ohne morphologische Wichtigkeit handelt, ist durch folgende Tatsachen zu erbringen, die ich bei den von mir untersuchten Anisopteren ermittelt habe.

1. Die accessorische Platte fehlt den weiblichen Libellen überhaupt und ist somit nur als eine Eigentümlichkeit männlicher Anisopteren zu betrachten.

2. Bei den Larven beiderlei Geschlechts fehlt die accessorische Platte ebenfalls, während sämtliche morphologisch in Betracht kommenden Segmentbestandteile bei ihnen sehr deutlich ausgebildet sind.

3. Außer der accessorischen Platte sind auch bei männlichen Anisopteren alle segmentalen Bestandteile, namentlich ein 11. Tergit und eine Lamina supraanalis vorhanden, so daß gar kein Grund vorliegt, der betreffenden Platte den ersteren Namen zu geben.

4. Der von mir bei der männlichen Imago als 11. Tergit gedeutete Teil steht in derselben Lagebeziehung zur Lamina supraanalis wie das larvale 11. Tergit zur larvalen Lamina supraanalis.

5. Endlich mache ich noch — wenn auch durchaus nicht zum Zwecke eines strikten Beweises — darauf aufmerksam, daß ich die accessorische Platte in allen Fällen nackt und nicht mit Haaren besetzt fand, während sämtliche segmentale Bestandteile (11. Sternit, 11. Tergit, Laminae anales) Haare zu tragen pflegen.

Somit deute ich das von Handlirsch bei den Imagines der Anisopteren beschriebene «11. Tergit» als ein sekundäres, nur beim Männchen bisweilen gut ausgebildetes accessorisches Chitinstück, während die von ihm beschriebene «Lamina supraanalis» als das eigentliche 11. Tergit (Appendix dorsalis) angesehen werden muß.

Die von Handlirsch gegen meine Arbeit erhobenen sachlichen Einwände dürften nunmehr wohl erledigt sein, denn die übrigen abweichenden Anschauungen dieses Autors sind wieder dadurch entstanden, daß er nicht Larven mehrerer verschiedener Altersstufen, sondern nur einige ältere Larvenstadien untersucht hat.

Hiermit erklärt sich auch seine Meinung: «die großen Appendices laterales von *Aeschna* sind demnach echte, aus echten Cercis der Larve hervorgegangene Cerci», während sich durch eine Betrachtung von Larven verschiedenen Alters unschwer der Beweis erbringen läßt, daß die sogenannten großen «Appendices laterales» genetisch dem 10. Abdominalsegmente angehörende Anhänge (Cercoide) sind, welche mit den Cercis der Larve nichts zutun haben.

III. Bemerkungen über die Styli und Gonapophysen der Odonaten.

Es hat nicht im Plane dieser Arbeit gelegen, abgesehen von den bisher beschriebenen und in morphologischer Hinsicht in erster Linie charakteristischen larvalen und imaginalen Abdominalanhängen der Odonaten, auch noch die Styli und Gonapophysen eingehend zu berücksichtigen. Die letztgenannten Anhänge können hier daher nur noch mit wenigen Worten eine kurze Erwähnung finden.

Die bei den niederen Insekten so häufig vertretenen Styli, die in morphologischer Hinsicht gegenwärtig von der überwiegenden Mehrzahl der Autoren als erhalten gebliebene Anhänge, beziehungsweise als Überreste abdominaler Extremitäten angesehen werden, fehlen den Odonaten nicht gänzlich. Sie kommen bei diesen Tieren jedoch nicht während der Embryonal- oder Larvenzeit, sondern erst während der Metamorphose zum Vorschein. Da die Styli von Thysanuren und Orthopteren schon während des Larvenlebens vorhanden sind, so kann das Fehlen der in Rede stehenden Anhänge bei den Odonatenlarven beider Geschlechter sehr wohl als Folge des Wasseraufenthaltes angesehen werden. Die eigenartigen Lebensverhältnisse der Odonaten haben also nicht nur auf die Gestaltung der Cerci, sondern auch auf die Ausbildung der Styli wesentlichen Einfluß ausgeübt.

Vergleicht man die Entwicklung der Styli bei den landbewohnenden Orthopteren und den amphibiotischen Odonaten, so zeigen sich überhaupt sehr charakteristische Unterschiede, die um so interessanter sind, als man annehmen kann, daß sowohl bei den einen wie bei den anderen Insekten die genannten Abdominalanhänge von gemeinsamen thysanurenähnlichen Vorfahren her vererbt wurden.

Bei den männlichen Orthopteren zeigen sich zwei Styli am 9. Abdominalsegment und erhalten sich dort in der Regel zeitlebens. Bei den weiblichen Orthopteren findet sich ein Stylipaar ursprünglich auch am 9. Abdominalsegmente vor. Da aber an diesem Segmente ein Teil der Legeröhre (des Ovipositors) oder der entsprechenden Legeapparate aus den Gonapophysen sich hervorbildet, so werden die Styli allmählich im Laufe der larvalen Entwicklung von dem lateralen Gonapophysenpaar des genannten Segments verdrängt und die weiblichen Orthopteren sind daher dann im ausgebildeten Zustande ohne Styli.

Bei den Odonaten ist das Verhalten in dieser Beziehung beinahe das umgekehrte. Männlichen Odonaten fehlen die Styli überhaupt und bei den weiblichen Odonaten findet sich ein Paar von Styli auch nur bei den Familien der Calopterygiden und Aeschniden, und zwar ebenfalls am 9. Abdominalsegmente.

Es ist zur Zeit wohl nicht möglich, die Gründe näher anzugeben, die den gänzlichen Verlust der Styli bei männlichen Odonaten veranlaßt haben. Leichter verständlich dürfte dagegen vielleicht das Verhalten bei den weiblichen Odonaten sein. Da eine lange Legeröhre, wie sie für die terrestrischen Orthopteren (und Thysanuren) typisch zu sein pflegt, bei den im hohen Maße flugfähigen und luftbewohnenden Odonatenimagines unmöglich sein würde, so darf es nicht überraschen, daß bei den letzteren überhaupt nur kleine Gonapophysen angelegt werden, die zur Bildung einer ganz kurzen Legeröhre Verwendung finden. Auch die lateralen Gonapophysen des 9. Abdominalsegmentes sind somit relativ nur sehr wenig ausgebildet und unansehnlich (im Vergleiche zu den lateralen Gonapophysen vieler Orthopteren). Da ferner die Entfaltung der Gonapophysen bei den Odonaten, gerade wie die der Styli, nahezu bis ans Ende der Larvenzeit aufgespart wird, so findet in diesem Falle keine Verdrängung der Styli durch die Gonapophysen statt. So kommt es also, daß im Gegensatz zu den Orthopteren bei den ausgebildeten Odonatenweibchen (Aeschniden, Calopterygiden) die Styli sich noch außer den Gonapophysen vorfinden und den letztgenannten Abdominalanhängen angeheftet sind.

Der Umstand, daß bei den Odonaten die Styli den erhabenen, als Gonapophysen anzusehenden Seitenteilen des 9. Abdominalsternits aufsitzen, hat seinerzeit Verhoeff[1]) verleitet, diese Gonapophysen als «Coxaldeckplatten», d. h. als Teile von Extremitäten anzusehen, eine Deutung, die meiner Meinung nach willkürlich ist und die bekanntlich auch mit mannigfachen Tatsachen bei anderen Insekten im Widerspruche sich befindet.

Jedenfalls liegt bei den Odonaten ebensowenig wie bei den Thysanuren irgend ein Grund, weder in morphologischer noch in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht, vor, die Gonapophysen als vererbte Gliedmaßen polypoder Vorfahren anzusehen. Die Gonapophysen der Odonaten sind gerade wie die Gonapophysen anderer Insekten, denen sie natürlich homolog sind, als sekundäre, innerhalb der Insektenklasse erworbene und in Anpassung an die Bedürfnisse des Geschlechtslebens entstandene Hypodermiswucherungen zu betrachten.

IV. Zusammenfassung.

In großen Zügen sei zunächst noch einmal die Entwicklung des Abdomens bei den Libellen wiederholt. Wir unterscheiden bei den Odonaten zwei Hauptgruppen, die *Zygoptera (Calopterygidae* mit den Hauptvertretern *Calopteryx* und *Agrion)* und die *Anisoptera (Libellulidae, Aeschnidae).* Nach der Meinung verschiedener Autoren, der auch ich auf Grund meiner Beobachtungen durchaus beipflichten kann, sind bei den *Zygoptera* die Organisationsverhältnisse als einfachere und ursprünglichere anzusehen.[2])

Die Zygopterenlarven schlüpfen in einem Stadium aus dem Ei, in welchem ihr Körper wegen des Vorhandenseins dreier langer Schwanzborsten (Appendices) etwas Thysanurenähnliches hat. Wie bei den Thysanuren sind die drei Appendices Anhangs-

[1]) Zool. Anzeiger 1896, Nr. 511.

[2]) Ich bemerke, daß ich hiermit durchaus nicht etwa die *Zygoptera* als Stammformen der *Anisoptera* betrachten will. Nur die Tatsache soll betont werden, daß bei den Zygopteren sich viele Organisationseigentümlichkeiten reiner und ursprünglicher erhalten haben als bei den Anisopteren. Namentlich in dem anatomischen Bau der Larven und in der Morphologie der letzteren kommt dies zum Ausdruck.

gebilde des 11. Abdominalsegments, hinter dem das Telson (12. Abdominalsegment) in Form dreier Laminae anales folgt.

Bei den landbewohnenden Thysanuren bleibt dieser Zustand zeitlebens erhalten, bei den Zygopterenlarven führt aber die Anpassung an den Aufenthalt im Wasser dahin, daß die erwähnte Thysanurenähnlichkeit im weiteren Verlaufe des Larvenlebens stark beeinträchtigt wird.

Die drei Schwanzfäden werden zu Respirationsorganen und gestalten sich zu den drei blattförmigen äußeren Tracheenkiemen um. Die drei Laminae anales, welche in der Umgebung des Afters am Grunde zwischen den Tracheenkiemen eine sehr geschützte Lage haben, bleiben bei dem weiteren Wachstum des Körpers auf der Stufe kleiner unscheinbarer weichhäutiger oder doch nur schwach chitinisierter Plättchen stehen. Das Telson unterliegt im Laufe der larvalen Entwicklung sogar relativ einer regressiven Umbildung, denn bei den jungen Larven sind die Laminae anales viel deutlicher als bei erwachsenen. Diese Rückbildung des Telsons ist offenbar die Folge seiner geschützten Lage zwischen den Kiemen und seiner daher resultierenden unbedeutenden Funktion und somit indirekt die Folge der speziellen Anpassung des Tieres an den Wasseraufenthalt.

Wenn schließlich die Larve ausgewachsen ist und der Übergang zum Luftleben sich vorbereitet, werden die äußeren für die Wasseratmung wichtigen Tracheenkiemen überflüssig. Das lebende Gewebe in ihnen atrophiert. Diese Atrophie ist bei den ältesten Larven, die vor der Verwandlung stehen, mit aller Sicherheit nachzuweisen und bedingt natürlich das Aufhören der Atemfunktion. Die bei einigen Zygopterenlarven außer der Respiration mittels Schwanzkiemen noch existierende Darmatmung mag vielleicht eine Zeitlang noch für das Sauerstoffbedürfnis genügen. Bald aber wird die Atemnot die Tiere zum Verlassen des Wassers antreiben, um mittels der Stigmen, die, wie Dewitz feststellte, bereits bei älteren Larven teilweise geöffnet sind, atmosphärische Luft aufzunehmen, worauf dann nach dem Eintrocknen der Larvenhaut das Platzen der letzteren und das Ausschlüpfen der Imago erfolgt.

In morphologischer Hinsicht führt natürlich der Schwund der Hypodermis in den drei Appendices (Schwanzkiemen) in unvermeidlicher Weise zu einem Verluste dieser Anhänge, so daß den Imagines nicht nur die Appendix dorsalis, sondern auch die Appendices laterales (Cerci) vollkommen fehlen. Da auch die Laminae anales des Telsons schon während der Larvenzeit rudimentär geworden sind, so würden die Imagines der Zygopteren gänzlich ohne Hinterleibsanhänge sein, wenn nicht zwei neue Abdominalanhänge, die Cercoide, inzwischen hinzugetreten wären.

Die Cercoide entstehen während der Larvenzeit als Auswüchse am Hinterrande des 10. Abdominalsegments, sie gliedern sich ab und stellen bei der Imago die beiden äußerlich sichtbaren Hinterleibsanhänge dar, die von früheren Autoren und neuerdings wiederum von Handlirsch irrtümlich für echte Cerci, angeblich hervorgehend aus den Cercis der Larve, angesehen worden sind.

Die Cercoide entstanden meines Erachtens nach erst infolge des Wasseraufenthaltes bei den Odonatenlarven und sind dazu bestimmt, die Cerci (Schwanzkiemen), die infolge ihrer Spezialisierung als Respirationsorgane nicht in das Imagoleben mehr übernommen werden können, physiologisch zu ersetzen. So erklärt es sich, daß die Imagines zwar keine Cerci mehr besitzen, die den Cercis anderer Insekten morphologisch genau gleichwertig sind, daß sie aber mit Cercoidanhängen versehen sind, die in Funktion und Lage manche Ähnlichkeit mit den Cercis haben.

Wenn ich gesagt habe, daß den Imagines Cerci fehlen, so bedarf dieser Satz für männliche Zygopteren einer gewissen Einschränkung. An dem zweigeteilten 11. Sternit kommen nämlich bei den Zygopterenmännchen kurze Anhänge (Taf. I, Fig. 6, *Cerc.*) vor, die unbeweglich mit der entsprechenden Sternithälfte verwachsen sind. Vom morphologischen Standpunkte aus kann es gerechtfertigt erscheinen, diese kleinen sogenannten «unteren Analanhänge» männlicher Zygopteren als Cerci zu bezeichnen. Jedenfalls ist gegen eine derartige Bezeichnungsweise sachlich nichts einzuwenden, doch halte ich es für wahrscheinlich, daß man in diesen Anhängen sekundäre Neubildungen zu erblicken hat, die erst in Anpassung an das Geschlechtsleben zur Entwicklung kamen. Hiernach würden also die Appendices («untere Analanhänge») der Zygopterenmännchen nicht mehr direkt als umgewandelte Cerci aufzufassen sein.

Ich wende mich zur Besprechung der Anisopteren. Bei den Larven dieser zweiten Hauptgruppe kommt bekanntlich stets eine innere Darmatmung vor, die den hauptsächlichen Gasaustausch vermittelt. Sicherlich ist hierin eine Vervollkommnung der Organisation zu erblicken, denn während die Zygopterenlarven leicht Beschädigungen oder Verluste ihrer weit in das Wasser hinausragenden äußeren Schwanzkiemen erleiden können, so sind die Anisopterenlarven derartigen Verletzungen nicht mehr ausgesetzt. Ihre drei Appendices haben sich zu starken kräftig chitinisierten Stacheln ausgebildet, deren Hauptaufgabe darin besteht, den Eingang zur Afteröffnung zu versperren. Diese Aufgabe ist um so wichtiger, als mit der rhythmischen Aufnahme des Atemwassers leicht Fremdkörper oder fremde Organismen in den After gelangen können.

Da die drei Appendices in diesem Falle also teilweise eine Funktion übernehmen, die ursprünglich eigentlich den drei Laminae anales zukommt, so erklärt es sich, daß die letzteren bei den Anisopterenlarven sehr klein und unansehnlich werden. Die Verkümmerung der Bestandteile des Telsons läßt sich bei den Anisopterenlarven sehr leicht verfolgen. Bei den jüngsten Larven noch sehr deutlich, werden die Laminae anales bei älteren Larven zu relativ kleinen unscheinbaren Plättchen, die etwas versteckt in Höhlungen an der medialen Innenseite der drei Appendices (Schwanzstacheln) sitzen und daher von früheren Beobachtern stets übersehen worden sind.

Mit dem Übergange zum Luftleben und dem Aufhören der Darmatmung gehen die drei Appendices zugrunde, denn es handelt sich bei ihnen, gerade wie bei den gleichnamigen Teilen der Zygopteren, um Organe, die ihrer ganzen Bauart nach speziell nur für das Larvenleben eingerichtet sind. So wird es verständlich, daß auch die imaginalen Anisopteren ihre während der Larvenzeit vorhandenen Cerci (Appendices laterales) nicht mehr besitzen. Auch bei diesen Insekten findet aber der schon oben erklärte physiologische Ersatz der verloren gehenden Cerci durch zwei neue Anhänge, die Cercoide, statt, die bei ganz jungen Anisopterenlarven am Hinterrande des 10. Abdominalsegments angelegt werden und deren allmähliche Weiterbildung zu den imaginalen sogenannten «Cerci» früherer Autoren sich mit aller Deutlichkeit verfolgen läßt.

Bei den männlichen Anisopteren ist, vermutlich auch wieder in Anpassung an die Kopulationsvorgänge, eine kleine Modifikation entstanden. Dieselbe besteht darin, daß die mediane Appendix dorsalis nicht vollständig zugrunde geht, sondern daß sich ihr Basalteil bei der Imago in einen medianen, zwischen den beiden Cercoiden gelegenen Anhang umwandelt. Hierdurch kommt es, daß weibliche Anisopteren nur zwei Hinterleibsanhänge (die beiden Cercoide) besitzen, während männliche Anisopteren drei Hinterleibsanhänge (die beiden Cercoide nebst der unpaaren Appendix = 11. Tergit) erkennen lassen.

Bei den Imagines der Anisopteren beiderlei Geschlechts sind die drei Laminae anales nur als kleine, schwach chitinisierte Rudimente in der Umgebung des Afters nachweisbar. Ich fand sie in der Regel mit Haaren besetzt und die beiden Laminae subanales den Sternithälften des 11. Segments, die Lamina supraanalis dem Tergit des 11. Segments dicht anliegend.

Sucht man diese Ergebnisse an Zygopteren und Anisopteren für die ganze Insektengruppe zu verallgemeinern, so muß man sagen, daß die Imagines der Odonaten ausgezeichnet sind einerseits durch die Rückbildung des Telsons und das Fehlen der (larvalen) Cerci, andererseits durch das Vorhandensein eines wohl entwickelten zweiteiligen 11. Abdominalsternits und zweier abgegliederter, in Form von Hinterleibsanhängen frei vorstehender Cercoidfortsätze.

V. Über die Verwandtschaftsbeziehungen der Odonaten.

Die im vorhergehenden Abschnitte hervorgehobenen Merkmale beweisen, daß in morphologischer Hinsicht die Odonaten in verschiedenen Punkten eine Sonderstellung einnehmen und daß sie sich hierdurch sowohl von den übrigen amphibiotischen Insekten *(Perlarida, Ephemerida)*, als auch von den Orthopteren scharf unterscheiden.

Erwägungen theoretischer Natur waren es in erster Linie, die Handlirsch bestimmten, meine Resultate hinsichtlich der Segmentierung der Odonaten zu bezweifeln. Ihm schien es nicht glaubwürdig, daß nach meinen Befunden die Odonaten, die ihrer ganzen Organisation nach unzweifelhaft noch als niedrig stehende Insekten sich charakterisieren, besonders durch das Fehlen der bei den Larven so typisch entwickelten Cerci und durch die Rückbildung des Telsons von anderen niederen Insektenformen (Orthopteren und Ephemeriden) so wesentlich sich unterscheiden sollen.

Meine Ergebnisse muß ich indessen in vollem Umfange aufrecht erhalten. Soweit die Orthopteren in Frage kommen, sei übrigens daran erinnert, daß auch anderweitige tiefgreifende Unterschiede in der anatomischen Bauart zwischen ihnen und den Odonaten in neuerer Zeit beobachtet werden konnten.

Ich erwähne hier die Vasa Malpighi, deren Primärzahl bei allen Orthopteren wie bei sehr vielen anderen niederen Insekten (soweit die betreffenden Verhältnisse überhaupt eben bisher untersucht wurden) vier beträgt, während ich bei den Odonaten *(Zygoptera* und *Anisoptera)* die Dreizahl als charakteristisch feststellen konnte. Bei den Orthopteren ist der Mitteldarm ein Derivat des ektodermalen Stomatodäums und Proctodäums, bei den Odonaten wird er noch zum Teil von den entodermalen Dotterzellen gebildet.[1]

Wenn somit charakteristische morphologische Unterschiede in der Bauart des Abdomens zwischen Odonaten und Orthopteren von mir nachgewiesen sind, so steht dies durchaus im Einklang mit anderen Tatsachen. Wie ich außerdem schon in meiner früheren Arbeit auseinandersetzte und wie ich hier nochmals betonen will, sind die genannten morphologischen Unterschiede nur für die Imagines zutreffend. Bei den jungen Larven zeigt sich die zu erwartende prinzipielle Übereinstimmung zwischen Odonaten und den nächststehenden Insektengruppen, wie ich selbst nachgewiesen habe, in weit-

[1] Eingehendere Mitteilungen über dieses in theoretischer Hinsicht wichtige Verhalten sind kürzlich von H. Tschuproff (Zool. Anzeiger 1903) veröffentlicht worden.

gehendem Maße und wenn während des späteren Lebens tatsächlich wichtige Differenzen hervortreten, so werden dieselben bei den Odonaten durch eigenartige Anpassungen an besondere Lebensbedingungen hervorgerufen, welche zur Rückbildung von Teilen führen, die bei anderen niederen Insekten erhalten bleiben, und welche die Neubildung anderer Teile bedingen, die man bei verwandten Insekten vermißt.

Es liegt vielleicht im Interesse des Gesamtüberblickes, wenn ich im Anschluß hieran meine Anschauungen über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Odonaten auseinandersetze. Freilich bin ich hierbei gezwungen, vielfach etwas hypothetischen Boden zu betreten. Bei meinen obigen Mitteilungen konnte ich mich noch auf tatsächliche Beobachtungen berufen, bei den folgenden kann ich mich nur auf Wahrscheinlichkeitsgründe stützen.

Unter den jetzt lebenden Insekten sind zweifellos die Ephemeriden und Plecopteren *(Perlarida)* die nächsten Verwandten der Odonaten, während andere niedere Insekten, z. B. die Orthopteren, schon bedeutend weiter entfernt stehen und daher bei Vergleichen in morphologischen Fragen auch nicht so unmittelbar in Betracht gezogen werden können.[1])

Ähnlichkeiten in der Organisation, in der Entwicklung und Lebensweise, die ich wohl als bekannt voraussetzen darf, haben schon längst mit Recht dahin geführt, Ephemeriden, Odonaten und Plecopteren unter dem Namen Amphibiotica zu vereinigen. Diese Übereinstimmungen kommen besonders dann zum Ausdrucke, wenn man die jüngsten Larvenstadien der Amphibiotica miteinander vergleicht, bei denen noch reine Hautatmung existiert und eigentliche Kiemen fehlen. Hinsichtlich der hier interessierenden abdominalen Segmentierung erkennt man bei diesen Larven stets zehn typische Segmente, Teile des 11. Segments, wenigstens in Form von Cercis, und endlich Bestandteile des Telsons in Gestalt von Laminae anales.

In der geschilderten Bauart des Abdomens und namentlich in dem Vorhandensein der beiden Cerci spricht sich ein Charakter aus, den man als Kennzeichen einer primitiven Organisationsstufe auffassen kann.

Der Entstehung von Cercis innerhalb der Insektengruppe mögen ursprünglich wohl ähnliche Ursachen zugrunde gelegen haben wie der Entwicklung von Furcalästen bei entomostraken Krebsen oder der starken Entwicklung von Terminalextremitäten (Endbeinen) von Chilopoden. Jedenfalls zeigt sich bei vielen Arthropoden die Tendenz ausgeprägt, ähnliche Sinnesfortsätze, wie sie am Vorderende in Gestalt von Antennen existieren, auch am Hinterende des Körpers zur Ausbildung zu bringen. So erklärt es sich wohl, daß bei ganz verschiedenen Arthropodengruppen derartige analoge Organe auftreten, die in ihrer physiologischen Bedeutung jedenfalls teilweise übereinstimmen, während sie morphologisch nicht zu vergleichen sind, denn die hinteren Appendices stellen bei den Crustaceen Auswüchse des Telsons dar, während sie bei den Chilopoden modifizierte Extremitäten des drittletzten (vor dem Telson gelegenen) Körpersegments sind und sie bei den Insekten aus modifizierten Extremitäten des letzten Körpersegments hervorgehen.

---

[1]) Verhoeff rechnet die Odonaten nicht zu den eigentlichen Pterygoten, sondern will sie als eine »besondere Hexapoden-Unterklasse« betrachtet wissen (Nova Acta Leop.-Carol., Bd. 81, 1902, Fußnote p. 73). Diese Meinung steht indessen in so schroffem Gegensatze zu unseren anderweitigen Erfahrungen, daß ihre Kritik mir wohl füglich erspart bleiben kann; ebensowenig ist hier der Platz, um in den folgenden Ausführungen die neuen Spekulationen dieses Autors über die Segmentierung zu berücksichtigen.

Bei den Insekten haben diese paarigen Appendices (Terminalanhänge) den Namen Cerci erhalten. Da letztere im allgemeinen nur den niederen Vertretern der Insektenklasse zukommen, bei diesen aber fast regelmäßig typisch und wohl entwickelt sind, so werden die Cerci im phylogenetischen Sinne als alte und ursprüngliche Organe betrachtet.

Von Interesse ist nun namentlich der Umstand, daß bei den meisten Ephemeriden und Odonaten im Larvenzustande die Zahl dieser primären Hinterleibsanhänge auf drei erhöht ist, indem zu den beiden lateralen Cercis noch ein unpaarer medianer Anhang (Appendix dorsalis) hinzugetreten ist.

Dieser letztere Anhang, der den benachbarten und am gleichen Segmente vorhandenen Cercis funktionell gleichwertig ist, wird bei den Plecopteren wie bei anderen Insekten vermißt, er kommt dagegen in der gleichen Form auch bei ectotrophen Thysanuren (Machiliden, Lepismatiden) vor.

Die Morphologie des Hinterleibes bei den Jugendstadien der meisten Amphibiotica weist unter diesen Umständen also eine sehr bemerkenswerte Ähnlichkeit mit der abdominalen Segmentierung bei Thysanuren auf, worauf schon oben von mir aufmerksam gemacht wurde. Diese morphologische Übereinstimmung neben anderen übereinstimmenden Merkmalen hat mich seinerzeit in erster Linie dazu bestimmt, der auch schon von anderer Seite geäußerten Ansicht beizupflichten, daß der Ursprung der Ephemeriden, Odonaten und Plecopteren bei thysanurenähnlichen Insekten zu suchen sei, vermutlich bei Insekten, die bereits geflügelt waren, aber noch thysanurenähnlichen Habitus in mancher Beziehung besaßen. Mit unseren gegenwärtigen Kenntnissen steht es jedenfalls ganz gut im Einklang, wenn man die Insecta amphibiotica als einen Seitenzweig, die orthopterenartigen Insekten aber als einen anderen Seitenzweig einer ursprünglich gleichartigen Insektenstammgruppe ansieht, von der wahrscheinlich auch noch weitere Formenkreise von Insekten (z. B. *Corrodentia, Rhynchota*) seinerzeit sich abgezweigt haben mögen.

Innerhalb der Amphibiotica hat eine jede der drei Hauptgruppen wieder einen speziellen Entwicklungsweg eingeschlagen und hierdurch besondere Eigentümlichkeiten erlangt, die gerade bei den Odonaten sowohl im jugendlichen wie im ausgebildeten Zustande recht prägnant zum Ausdrucke kommen. Es kann dies nicht überraschen, denn unter allen niederen Insekten sind die Odonaten diejenigen, die während ihrer Larvenzeit sich mit am intensivsten an den Aufenthalt im Wasser und während ihrer Imagozeit sich jedenfalls bei weitem am vollkommensten an den Aufenthalt in der Luft angepaßt haben.

Von diesem Gesichtspunkte aus müssen eben unbedingt alle morphologischen Unterschiede zwischen den Odonaten einerseits, den Ephemeriden und Plecopteren andererseits beurteilt werden.

Wenn ich früher darauf aufmerksam machte, daß auch die Lage der Cerci hierdurch beeinflußt worden ist, indem bei den Odonaten die Cerci eine mehr ventrale Lagerung besitzen, bei den übrigen Amphibiotica (wie bei anderen Insekten, z. B. Orthopteren) eine mehr dorsale, so handelt es sich zwar nur um ein geringfügiges Merkmal, dem ich selbst keine besondere Bedeutung beimesse, das aber mit Unrecht angezweifelt worden ist.

Tatsächlich rücken die Cerci der Odonatenlarven niemals bis zur Dorsalseite empor, sondern bewahren während der ganzen Larvenperiode einen engen Anschluß an das 10. Abdominalsternit. Ihre bei der Imago allein erhaltenen Basalteile stellen dann die Hälften des 11. Abdominalsternits dar, als welche sie von verschiedenen Autoren bereits mit Recht gedeutet worden sind.

Wichtiger ist sicherlich der Umstand, daß nach meinen Ergebnissen die während der Larvenzeit so deutlich vorhandenen Cerci bei den Imagines der Odonaten verloren gegangen sind, während bei den verwandten Ephemeriden und Plecopteren die Cerci zeitlebens bestehen bleiben. Aber auch diese Tatsache ist nicht schwer zu verstehen, denn wir wissen, daß die larvalen Cerci bei den Ephemeriden und Plecopteren keine besonders wichtige Funktion übernehmen, daß sie also noch sehr wohl im Gegensatz zu den Odonatenlarven sozusagen unverbraucht in das Imagoleben übernommen werden können. Ferner ist nicht zu übersehen, daß es auch Plecopteren (*Nemura* u. a.) gibt, denen als Imagines gleichfalls die Cerci fehlen, so daß sich in diesem Punkte eine Übereinstimmung mit den Odonaten ergibt.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß bei vorweltlichen Odonatenimagines ein solcher cerciloser Zustand ähnlich wie bei *Nemura* existiert hat, doch wird naturgemäß sehr wenig Aussicht vorhanden sein, hierüber paläontologisch positive Auskunft zu gewinnen. Sicher können wir aber annehmen, daß bei den in der Vorzeit gewiß ebenso wie heutzutage beweglichen und gewandten Odonatenimagines sehr bald ein physiologischer Ersatz für die verloren gegangenen Cerci durch entsprechende Neubildungen oder Cercoide am Hinterende vor sich gegangen ist.

An den rezenten Odonaten zeigen sich diese Cercoide sowohl bei Zygopteren wie bei Anisopteren in ganz entsprechender Weise, wenn sie auch bei den in manchen Punkten bereits stärker spezialisierten Anisopteren im allgemeinen etwas stärker entwickelt zu sein pflegen. Es ist hieraus zu entnehmen, daß die Ausbildung der Cercoide schon bei den gemeinsamen Stammformen der Zygopteren und Anisopteren vor sich gegangen sein muß.

VI. Morphologische Folgerungen.[1])

Um zum Schluß noch das allgemeine Gesamtresultat meiner Arbeit hervorzuheben, so dürfte dasselbe nicht in der Zurückweisung der mir bei meiner früheren Arbeit irrtümlich zugeschriebenen Beobachtungsfehler, nicht in der Aufrechterhaltung und ausführlichen Begründung meiner bisherigen Meinung bestehen, sondern es scheint mir der Schwerpunkt meiner Arbeit in dem möglichst exakten Nachweis aller wesentlichen Veränderungen zu beruhen, die bei den Odonaten im Laufe der Ontogenie am Abdomen eines und desselben Tieres sich abspielen. Analoge Vorgänge bei höheren Insekten werden hierdurch dem Verständnis näher gerückt.

Ich gehe zunächst auf das Telson ein. In früheren Arbeiten habe ich bereits auf die rudimentäre Natur des Insektentelsons aufmerksam gemacht, das bei diesen Arthropoden wegen des Fehlens einer vor dem Telson gelegenen, im postembryonalen Leben tätigen Knospungszone seine Bedeutung verloren hat und daher bei weitem nicht mehr die Selbständigkeit besitzt wie bei Myriopoden und Crustaceen.

Nur bei den niederen Insektengruppen, den Thysanuren, den meisten Orthoptera genuina und Larven der Amphibiotica, den Embiiden u. a. ist das Telson gut ausgebildet und zeigt sich übereinstimmend in der charakteristischen Form dreier Laminae anales.

[1]) Der Schlußabschnitt meiner Arbeit ist erst nach einem Briefwechsel mit Herrn Kollegen Handlirsch niedergeschrieben worden. Letzterem übersandte ich das Manuskript der vorliegenden Arbeit zur vorherigen Kenntnisnahme und er hat daraufhin die Liebenswürdigkeit gehabt, mir seine theoretischen Ansichten ausführlich mitzuteilen, die ihm Veranlassung gaben, meinen Anschauungen entgegenzutreten.

Anders bei höheren Insekten (Metabola). Die Segmentzahl ist hier reduziert, das aftertragende «Endsegment» erinnert im allgemeinen weder embryonal noch im larvalen oder imaginalen Zustande, weder in seiner Bildungsweise, noch in seiner Form an das Telson niederer Insekten.

Die Odonaten nehmen eine Art Mittelstellung ein, die deswegen interessant ist, weil bei ihnen der Schwund des Telsons sozusagen unter unseren Augen im Laufe der Ontogenie allmählich sich abspielt.

In ihrem thysanurenähnlichen Jugendzustande noch mit deutlichem Telson in Form typischer Laminae anales versehen, vollzieht sich bei den Odonaten zwar kein ganz vollständiger Schwund, aber doch eine sehr starke Reduktion des Telsons, die dasselbe zu einem ganz unscheinbaren, aus weichhäutigen Lappen bestehenden Gebilde werden läßt.

Faktisch ist daher bei den ausgebildeten Odonaten das 11. Abdominalsegment zum makroskopisch hervortretenden aftertragenden Endsegment geworden; erst die genaue mikroskopische Untersuchung läßt die Rudimente des Telsons in der unmittelbaren Umgebung der Afteröffnung erkennen.

Es kann natürlich kein Zweifel darüber sein, daß das 11. Abdominalsegment, trotzdem es bei den ausgewachsenen Odonaten die Afteröffnung enthält, doch nur als solches und nicht etwa in diesem Falle als Telson bezeichnet werden kann.

Der etwaige Einwand, daß das «Endsegment» (11. Abdominalsegment) im Sinne von Handlirsch Telson genannt werden könne, weil es mit den Rudimenten des Telsons verwachsen ist, muß unbedingt zurückgewiesen werden.

Es handelt sich hier richtiger ausgedrückt nicht in erster Linie um eine Verwachsung der beiden genannten Bestandteile, sondern vor allem um eine fast völlige Atrophie des einen desselben, nämlich des Telsons.[1]) Diese Atrophie ist namentlich bei den Zygopteren eine sehr weitgehende. Bei den robusteren Anisopteren bleiben die Rudimente des Telsons allerdings in der Regel sehr viel deutlicher erhalten, aber gerade bei ihnen zeigt sich dann wieder mit großer Deutlichkeit, daß die Rudimente des Telsons keineswegs in dem Sinne mit dem 11. Abdominalsegment verwachsen sind, daß sie zur Vergrößerung des letzteren beitragen. Zwischen dem makroskopischen Endsegment (11. Abdominalsegment) und den mit ihnen in Zusammenhang stehenden winzigen lappenförmigen Rudimenten des Telsons pflegt vielmehr trotz der «Verwachsung» eine trennende Grenzlinie doch noch ganz deutlich erkennbar zu sein.

Die von den Autoren bisher beschriebenen Teile des Endsegments bei den Imagines der Odonaten gehören also tatsächlich nur und allein dem 11. Abdominalsegment an, während das Telson an ihrer Herstellung in keiner Weise beteiligt ist.[2]) Die große Deutlichkeit und Klarheit, mit welcher die betreffenden Vorgänge sich bei den Odonaten während ihrer ganzen Lebensgeschichte verfolgen lassen, gestatten es jedenfalls, bei diesen Tieren den betreffenden Nachweis

[1]) In meiner früheren Arbeit habe ich selbst von einer teilweisen Verwachsung der Laminae anales mit dem 11. Abdominalsegment bei den Odonaten gesprochen, eine Ausdrucksweise, die vielleicht leicht mißverständlich sein kann, und ich benutze daher die Gelegenheit, den Sachverhalt jetzt noch genauer darzustellen.

[2]) Die Ähnlichkeit der Bestandteile des 11. Abdominalsegments bei den Odonatenimagines mit den telsonalen Laminae anales niederer Insekten, auf welche Handlirsch Gewicht gelegt hat, vermag ich also nach allen meinen Untersuchungen nur als eine äußerliche und scheinbare anzusehen und kann sie keineswegs für ein Zeichen einer Homologie halten.

mit der wünschenswerten und in solchen Fragen überhaupt erreichbaren Genauigkeit zu führen.

Es tritt mit anderen Worten bei den Odonaten im Laufe der Ontogenie eine gewisse Verschiebung (im morphologischen Sinne!) der terminalen Afteröffnung ein, dergestalt, daß der After unter allmählicher Atrophie des Telsons scheinbar in das 11. Abdominalsegment hineingelangt.

Wenn wir uns nun zu der großen Mehrzahl der höheren (holometabolen) Insekten wenden, so ist bei diesen meist nicht nur eine Reduktion des Telsons selbst, sondern auch noch eine solche der unmittelbar vor dem Telson gelegenen Segmentzone zu konstatieren. Zum aftertragenden Endsegment wird also das 10., das 9. oder eventuell noch eines der vorhergehenden Abdominalsegmente.

Darf in diesen Fällen das betreffende aftertragende Endsegment nun auch als Telson bezeichnet werden, weil in ihm eventuell noch Elemente der zugrunde gegangenen Segmentteile und des Telsons enthalten sein könnten? Meiner Auffassung nach würde eine solche Bezeichnung nur dann statthaft sein, wenn sich die Beteiligung der vermißten Segmentteile an der Bildung des Endsegmentes irgendwie feststellen ließe. Bei den höheren Insekten pflegt sich aber nicht einmal während ihrer frühen Entwicklungsstadien der Nachweis von der Existenz eines Telsons erbringen zu lassen, und ferner zeigen die Odonaten deutlich, wie der Schwund des Telsons sich vollzieht, ohne daß seine Bestandteile bei der Formierung des Endsegments beitragen.

Man wird also wohl annehmen dürfen, daß auch bei den höheren Insekten in dem makroskopisch hervortretenden Endsegment in der Regel keine oder wenigstens keine nennenswerten Bestandteile der atrophischen Segmentteile (Telson, 11. Abdominalsegment etc.) mehr enthalten sind, sondern daß die betreffenden fehlenden Teile in solchen Fällen schon vom Beginne der Ontogenie an unterdrückt sind. Dies ist z. B. nachweisbar bei den Rhynchoten der Fall, als deren Endsegment noch das 11. Abdominalsegment erhalten bleibt, während das Telson schon beim Embryo rückgebildet ist.

Es geht hieraus hervor, daß das Telson im morphologischen Sinne ein Bestandteil im allgemeinen nur der niederen Insektentypen ist, der bei den höher differenzierten Formen bis zur völligen Unkenntlichkeit verschwunden zu sein pflegt.

Gerade wie die Odonaten hinsichtlich des Telsons eine gewisse Übergangsstufe, wenn auch nicht im streng phylogenetischen Sinne, darstellen, so dürfte dies bei ihnen allem Anscheine nach auch hinsichtlich der Cerci der Fall sein.

Auch die Cerci sind, wie schon oben bemerkt wurde, unzweifelhaft Attribute eines niederen Insektentypus, sie sind Erbstücke thysanurenähnlicher Vorfahren und sie treten deshalb, abgesehen von den Thysanuren selbst, bei einfach organisierten Insektenformen wie Orthopteren, Embiiden, Dermapteren, Amphibiotica u. a. auf. Stets haben sie in übereinstimmender Weise ihre Lage hinter dem 10. Abdominalsegment und sie werden deshalb auf Grund zahlreicher embryologischer und vergleichend-morphologischer Tatsachen gegenwärtig allgemein als Extremitäten des 11. Abdominalsegments angesehen.

Abgesehen von den genannten niederen Insektenformen finden sich auch am Endsegment mancher Larven metaboler Insekten ebenfalls cerciähnliche Anhänge und es liegt naturgemäß die Frage nahe, ob diese letzteren ebenfalls als echte Cerci, mithin als Erbstücke thysanurenähnlicher Vorfahren betrachtet werden können oder ob sie als Neuerwerbungen der betreffenden Larvenformen angesehen werden müssen.

Es scheint, daß das Verhalten der Odonaten in dieser Hinsicht nicht ohne Interesse ist.

Kein Zweifel kann sein, daß die larvalen Cerci der Odonaten den Cercis anderer Amphibiotica und anderer niederer Insekten homolog sind, daß sie mithin wie die Cerci aller übrigen Amphibiotica von den thysanurenähnlichen Vorfahren ererbt wurden. Allein diese larvalen Cerci führen bei den Odonaten, wie ich gezeigt habe, nur eine vorübergehende Existenz, sie werden durch Anhänge ersetzt, welche ich früher als Processus caudales bezeichnet habe und für die ich jetzt den treffenderen Namen Cercoide eingeführt habe.

Sachliche Einwände gegen die Richtigkeit der Beobachtungen werden sich nicht mehr erheben lassen, nur über die Deutung ist vielleicht noch eine Diskussion möglich. Es kann sich höchstens darum handeln, ob die imaginalen Cercoide Neuerwerbungen der Odonaten sind oder ob sie als imaginale Neubildungen den larvalen Cercis der Odonaten und den Cercis niederer Insekten homologisiert werden können.

Meiner persönlichen Meinung nach wird die erstere Ansicht, nach der die Cercoide speziell bei den Odonaten entstandene Hinterleibsanhänge und somit phylogenetische Neuerwerbungen sind, eine Ansicht, die ich auch in meiner früheren Arbeit vertreten hatte, zur Zeit die meiste Wahrscheinlichkeit beanspruchen dürfen.

Die Cercoide der Odonaten sind Anhänge, die ganz unabhängig von den typischen Cercis sich entwickeln und neben diesen fast während der ganzen Larvenperiode vorhanden sind, so daß also die Odonatenlarven mit beiderlei Anhängen, mit Cercis und Cercoiden, gleichzeitig versehen sind.

Die Cercoide der Odonaten haben ferner nicht dieselbe Position wie die typischen Cerci, denn obwohl die Cercoide später scheinbar hinter dem 10. Abdominalsegment sitzen, so lehrt doch die genaue Untersuchung, daß sie morphologisch noch Anhänge des 10. Abdominalsegments darstellen. Wenn man also, wie es gegenwärtig allgemein üblich ist, als Cerci Anhänge des 11. Abdominalsegments bezeichnet, so ist es klar, daß die Cercoide der Odonaten nicht unter diese Definition fallen, sondern daß sie als Gebilde sui generis anzusehen sind, die daher auch einen besonderen Namen (Cercoide oder Processus caudales) führen müssen. Die hervorgehobenen Eigentümlichkeiten der Cercoide schließen eine eigentliche Homologie mit den Cercis aus und machen ihre selbständige phylogenetische Entwicklung in hohem Maße wahrscheinlich.

Bei der anderen Ansicht kann man sich nur darauf stützen, daß die Cercoide bei den Odonatenlarven noch keine besondere Funktion haben, und man würde deshalb vielleicht meinen können, daß sie mit gewissen Körperanhängen von holometabolen Insekten in Parallele zu setzen seien. Man könnte etwa von diesem Gesichtspunkt aus die larvalen Cerci und imaginalen Cercoide der hemimetabolen Odonaten mit den larvalen Beinen und den imaginalen Beinen der Lepidopteren oder anderer höherer Insekten vergleichen wollen.

Ein solcher Vergleich kann sich aber nur auf eine gewisse Analogie beziehen, er kann aber aus den schon angegebenen Gründen für die hier interessierende Frage der Homologie nicht in Betracht kommen, denn die larvalen und imaginalen Beine der Schmetterlinge sind als Anhänge nicht gleichzeitig nebeneinander vorhanden, vor allem ist es aber wichtig, daß diese Extremitäten auch immer an demselben Körpersegment entstehen, während die in der Larvenperiode nebeneinander vorkommenden Cerci und Cercoide der Odonaten an verschiedenen Segmenten ihren Ursprung nehmen. Vom morphologischen Standpunkte dürften die Cercoide also jedenfalls nicht in die Rubrik der bekannten imaginalen Neubildungen ohne erhebliche Schwierigkeiten sich einreihen lassen.

Diese Umstände bestimmen mich zu der Meinung, daß bei den Odonaten im Laufe der Stammesgeschichte die Entwicklung eines Paares neuer Hinter-

leibsanhänge oder Cercoide stattgefunden hat, die in den Anhängen (Cercis) anderer niederer Insekten kein Homologon finden. Infolge der eigenartigen Lebensweise kann eine solche Neuerwerbung besonderer Anhänge wohl kaum sehr schwer verständlich sein.

Da aber die Stammesgeschichte der Odonaten naturgemäß in Dunkel gehüllt ist, wird es in letzter Instanz Sache der persönlichen Meinung sein, ob man sich der hier entwickelten Ansicht anschließen will oder ob man in den Cercoiden nicht Neuerwerbungen, sondern lediglich durch eine Art von Regeneration entstandene eigentliche Cerci erblickt.

Positive Beweisgründe lassen sich in dieser Hinsicht natürlich weder für die eine, noch für die andere Meinung geltend machen, sondern nur Wahrscheinlichkeitsgründe, die soeben erörtert wurden. Ich begnüge mich in erster Linie mit der Konstatierung der Tatsache, daß die Cercoide der ausgebildeten Odonaten nicht identisch sind mit den Cercis der Odonatenlarven, wie man bisher noch geglaubt hat, und daß sich die Cercoide ebenso von den typischen persistierenden Cercis anderer niederer Insekten unterscheiden.

Schon oben wurde auf die cerciähnlichen Hinterleibsfortsätze gewisser holometaboler Insektenlarven (z. B. mancher Coleopterenlarven) aufmerksam gemacht. Da bestimmte Umstände dafür sprechen und es sehr wahrscheinlich machen, daß bei den Odonaten eine Neuerwerbung von Cercoidanhängen stattgefunden hat, so liegt eine entsprechende Folgerung für die sogenannten «Cerci» der betreffenden Larven gewiß recht nahe. Auch bei diesen Formen wird man im allgemeinen wohl am besten tun, nicht von «Cercis», sondern von «Cercoiden» zu sprechen.

Ebenso wenig wie die «Pedes spurii» einer Raupe oder Afterraupe nicht echte Beine, d. h. direkte Erbstücke einer polypoden Urform sind, sondern sie allgemein als sekundär entstandene Neuerwerbungen der Larve in Anpassung an eine ganz bestimmte Lebensweise angesehen werden, so konnten offenbar am Hinterleibsende, beziehungsweise am Endsegment Anhänge entstehen, die nicht von den niederen Insekten vererbt wurden, die also nicht echte Cerci mehr sind, sondern die in Anpassung an die speziellen Erfordernisse des Larvenlebens erst sekundär sich entwickelt haben. Im vorigen Abschnitte dieser Arbeit habe ich darauf hingewiesen, daß gerade das hintere Körperende bei den Arthropoden die bevorzugte Bildungsstätte paariger, aber durchaus nicht immer morphologisch gleichwertiger Anhänge ist. Auch innerhalb der formenreichen Klasse der Insekten ist es gewiß wiederholt zur Neubildung derartiger Terminalanhänge gekommen.

Es liegt keineswegs in meiner Absicht, prinzipiell das Vorhandensein der Cerci bei höheren Insekten zu bestreiten, doch ist es wohl zweifellos, daß in sehr zahlreichen Fällen die angeblichen «Cerci» höherer Insekten und ihrer Larven mit weit mehr Recht unter den Kollektivbegriff «Cercoide» fallen und den letzteren Namen verdienen. In morphologischer Hinsicht wird hierbei stets die Segmentzugehörigkeit entscheidend sein müssen, über die bei genauer Untersuchung wohl in den weitaus meisten Fällen genügende Klarheit zu gewinnen ist.

Bei Annahme der in der vorliegenden (und auch in früheren Arbeiten) von mir gegebenen Definition des Begriffes Cerci scheint mir dieser öfters in etwas variablem Sinne gebrauchte Begriff an Klarheit und Präzision zu gewinnen.

Die morphologische Bedeutung der Cerci wird zweifellos erhöht, wenn man als Cerci nur ganz bestimmte paarige Terminalanhänge (Extremitätenanhänge des 11. Abdominalsegments) bezeichnet und die allem Anscheine nach erst sekundär erworbenen und anderen Segmenten zugehörigen paarigen Terminalanhänge der Insekten als Cercoide hiervon unterscheidet.

Gerade wie das Vorhandensein eines Telsons als Kennzeichen einer sehr einfachen Organisationsstufe bei den Insekten gelten muß, so wird man denn die eigentlichen Cerci vorzugsweise nur bei den niederen Insektentypen antreffen und ihre Existenz dann ebenfalls stets als ein Kennzeichen einer noch sehr ursprünglichen Bauart betrachten können.

Erklärung der Tafel.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

A. = After.
Ap. dors. = Appendix dorsalis (= 11. Abdominaltergit).
Ap. lat. = Appendix lateralis (= Cercus).
B. Ap. dors. = Basaler Teil der Appendix dorsalis.
Cd. = Cercoid (= Processus caudalis).
Cd. im. = Imaginaler Cercoid.
Cd. lar. = Larvaler Cercoid.
Cerc. = Cercus (= Anhang des 11. Abdominalsternits).
Ch. 10 = Chitinstacheln des 10. Abdominaltergits.
H. 10 lar. = Hinterrand des 10. larvalen Adominaltergits.
Hyp. 10 = Hypodermis des 10. Abdominaltergits.
Is. = Intersegmentalhaut.
Is. lam. = Rudiment der Lamina supraanalis nebst angrenzender Intersegmentalhaut.
Kn. = Knopfförmige Erhebung des 11. Abdominalsternits (= Rudiment des Cercus).
Kn.₁ = Knopfförmige Erhebung des 11. Abdominaltergits (= Rudiment der Appendix dorsalis).
L. ac. = Lamina accessoria der Intersegmentalhaut.
L. sub. = Lamina subanalis.
L. sub. im. = Imaginale Lamina subanalis.
L. sup. = Lamina supraanalis.
Mus. = Segmentaler Dorsalmuskel.
Seg. 10 = 10. Abdominalsegment.
Seg. 11 = 11. Abdominalsegment.
Stern. 10 = 10. Abdominalsternit.
Stern. 10 im = Imaginales 10. Abdominalsternit.
Stern. 10 lar. = Larvales 10. Abdominalsternit.
Stern. 11 = 11. Abdominalsternit.
Stern. 11 im. = Imaginales 11. Abdominalsternit.
Terg. 10 = 10. Abdominaltergit.
Terg. 10 im. = Imaginales 10. Abdominaltergit.
Terg. 10 lar. = Larvales 10. Abdominaltergit.
Terg. 11 = 11. Abdominaltergit.
Terg. 11 im. = Imaginales 11. Abdominaltergit (= Appendix dorsalis).
Trach. = Tracheenstamm.
V. = Halbmondförmige Vertiefung an der Basis der Appendix dorsalis.

Figurenerklärung.

Fig. 1. Hinterende einer weiblichen Imago von *Leucorrhinia pectoralis* Charp. Ventralansicht.
» 2. Hinterende einer *Aeschna*-Larve während der Metamorphose. Ventralansicht. Die dunkel gehaltenen imaginalen Körperteile schimmern durch die helleren larvalen Teile hindurch.
» 3. Hinterende einer weiblichen Imago von *Calopteryx splendens* Harr. Ventralansicht.
» 4. Hinterende einer männlichen Imago von *Leucorrhinia pectoralis* Charp. Ventralansicht.
» 5. Hinterende einer *Aeschna*-Larve während der Metamorphose. Dorsalansicht. Die dunkel gehaltenen imaginalen Körperteile schimmern durch die helleren larvalen Teile hindurch.
» 6. Hinterende einer männlichen Imago von *Calopteryx splendens* Harr. Ventralansicht.
» 7. Hinterende einer männlichen Imago von *Aeschna* spec. Ventralansicht.
» 8. Paramedianschnitt durch den Cercoidfortsatz und die angrenzende Körperregion einer etwa 13 *mm* langen Larve von *Agrion*.
» 9. Hinterende einer männlichen Imago von *Libellula quadrimaculata* L. Dorsalansicht. Die Appendix dorsalis (»mittlerer Anhang« = 11. Abdominaltergit) ist künstlich hervorgezogen, um die an ihrer Basis befindliche Chitinverdickung (*L. ac*) der Intersegmentalhaut sichtbar zu machen.

